.B92
1972
V. 1-

Paris

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

3e série

Botanique

1-14

1972

PARIS
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 5e

MISSOURI BOTANICAL
GARDEN LIBRARY

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, 1972

Botanique

SOMMAIRE[1]

GUILLAUMIN, A. — Deschamps botaniste herborisant en Nouvelle-Calédonie en 1793........ nº **47**, 3 : 85-87

HUMBERT, H. — Espèces nouvelles de *Begonia* de Madagascar.......... nº **47**, 3 : 75-83

HUYNH, Kim-Lang. — Le pollen et la systématique du genre *Sideritis* L. (Labiatae)........ nº **45**, 1 : 1-28

RAVOLOLOMANIRAKA, D. — Contribution à l'étude de quelques feuilles de Monocotylédones.. nº **46**, 2 : 29-69

SEIDENFADEN, G. — An enumeration of Laotian orchids................ nº **71**, 5 : 101-152

TIXIER, P. — Mousses exotiques................................ nº **48**, 4 : 89-98

1. La référence portée après chaque titre indique : le numéro d'ordre général du fascicule, le numéro d'ordre à l'intérieur de la section, la pagination de l'article.

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

MISSOURI BOTANICAL

MAR 28 1973

GARDEN LIBRARY

botanique

1

N° 45

MAI-JUIN 1972

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr. M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements :

Abonnement Général : France, 260 F ; Étranger, 286 F.

Zoologie : France, 200 F ; Étranger, 220 F.

Sciences de la Terre : France, 50 F ; Étranger, 55 F.

Sciences de l'Homme : France, 45 F ; Étranger, 50 F.

Botanique : France, 40 F ; Étranger, 44 F.

Sciences Physico-Chimique : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 45, mai-juin 1972, Botanique 1

Le pollen et la systématique du genre *Sideritis* L. (Labiatae)

par Kim-Lang Huynh *

Abstract. — A pollen morphological study of 88 species of *Sideritis* has been performed. Three pollen types have been found. Each taxonomic group shows uniformly a single pollen type. A new section has been created.

SOMMAIRE

Introduction 2
Matériel 2
I. Morphologie générale du pollen 3
Généralités 3
A. — Arrangement dans la tétrade du pollen tétracolpé de la section *Sideritis* .. 3
B. — Principaux types de pollen 5
1. Le type tricolpé 5
2. Le type tétracolpé 7
3. Le type 6-pantocolpé 7
II. Étude monographique 8
Généralités 8
1. Section *Hesiodia* (Moench) Bth. 9
2. Section *Burgsdorffia* (Moench) Briq. 9
3. Section *Sideritis* 9
4. Section *Empedoclea* (Raf.) Bth. 10
5. Section *Empedocleopsis* Huynh, sect. nov. 12
6. Section *Marrubiastrum* (Moench) Bth. 12
III. Considérations générales 13
A. — Considérations taxonomiques à la lumière des données polliniques 13
B. — Phylogenèse du genre *Sideritis* et données polliniques 14
1. Phylogenèse du genre *Sideritis* à la lumière des données macroscopiques et phytogéographiques 14
2. Phylogenèse du genre *Sideritis* à la lumière des données polliniques et palynogéographiques 17
3. Conclusion 19
Références bibliographiques 25
Liste des taxa 27

* *Université de Neuchâtel, Faculté des Sciences, Institut de Botanique, 2000 Neuchâtel 7, Suisse.*

INTRODUCTION

Le genre *Sideritis*, formé de quelque cent trente espèces dont la plupart se confinent dans les régions méditerranéennes (y compris les îles Canaries et l'île Madère), rassemble cinq groupes taxonomiques qui ont été considérés plus ou moins comme des genres distincts : les genres *Sideritis* s. str. (= section *Eusideritis* Bth.), *Hesiodia* Moench, *Burgsdorffia* Moench, *Empedoclia* Raf. (= section *Empedoclea* Bth.) et *Leucophae* Webb (= section *Marrubiastrum* Bth.). C'est dire que le genre *Sideritis* possède une différenciation morphologique très poussée.

Le pollen du genre *Sideritis* a été étudié par El-Gazzar et Watson (1968) et surtout par Risch (1956) qui a étendu ses investigations à quelque quarante espèces. Sans avoir utilisé la méthode d'acétolyse, Risch a pu identifier les trois types de pollen de ce genre. Néanmoins, le type 6-pantocolpé que cet auteur appelle le « type *Sideritis-cretica* » (p. 619) semble n'avoir pas reçu une description satisfaisante.

Le présent travail vise surtout à établir des corrélations entre la différenciation morphologique du pollen et la différenciation macroscopique du genre *Sideritis*.

Matériel

Le matériel pollinifère étudié (d'après la méthode d'acétolyse) dans ce travail provient des herbiers du Conservatoire botanique de Genève (directeur : Professeur J. Miège), de l'Université de Neuchâtel (directeur : Professeur C. Favarger ; Professeur C. Terrier), des Royal Botanic Gardens, Kew (directeur : Sir G. Taylor ; Dr. J. P. M. Brenan) et de l'Université de Zürich (directeur : Professeur C. D. K. Cook ; Dr. I. de Mendoza-Heuer). De tous ces matériels, celui provenant de Genève est le plus important. En outre, des échantillons relatifs à *S. gomeraea* nous ont été cordialement prêtés par le Professeur Miège.

I. MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DU POLLEN

Généralités

Le pollen du genre *Sideritis* est un pollen euréticulé. Le réticulum est formé de mailles très réduites, de l'ordre de 0,8 × 0,8 μ généralement. Chez un certain nombre d'espèces, les mailles du réticulum sont très visibles ; elles peuvent même atteindre 2,5 × 2,5 μ chez *S. montana* et *S. remota*. Les dimensions du pollen varient très peu dans l'ensemble du genre. Un grain de 32 × 30 μ peut être considéré comme le cas moyen.

L'aperture présente une structure simple, n'étant formée que par un simple sillon pratiqué dans le sporoderme. Dans le cas où il est long (pollens tricolpé et tétracolpé), ce sillon est largement ouvert. Il affecte par contre la forme d'une fente étroite s'il est court (pollen 6-pantocolpé).

Le présent chapitre ne traite que partiellement de la morphologie générale du pollen de ce genre. Il en vise quelques côtés nécessaires à la compréhension de ce qui suit.

A. — Arrangement dans la tétrade du pollen tétracolpé de la section Sideritis

Le pollen tétracolpé de la section *Sideritis* présente simultanément, sur un même échantillon ou sur une même petite parcelle d'anthère, deux types de grains totalement différents suivant la disposition des apertures sur l'équateur qui affecte dans les deux cas la forme d'un carré. Sur le premier, les apertures sont situées aux sommets de ce carré (fig. 7b). Sur le deuxième, qui groupe la majorité des grains de pollen, elles se trouvent aux points médians des côtés de ce carré (fig. 7).

L'arrangement dans la tétrade du premier type de grains a été prévu par nous avec certitude. Car la forme de son équateur et la disposition de ses apertures sont identiques à celles qui leur correspondent sur le pollen tétraaperturé de plusieurs autres espèces de Dicotylédones déjà étudiées par nous, en particulier *Impatiens hawkeri* (Huynh, 1968*a* : 166). Chez cette Balsamine, les deux microspores d'un couple de microspores-sœurs dirigent, dans la tétrade, l'une vers l'autre, deux apertures à la fois, en d'autres termes un côté du carré qui représente leur équateur. (La figure 1 peut donner une idée de cet arrangement.)

Par contre, le deuxième type de grains nous a paru devoir s'arranger d'une tout autre façon. A en juger par la forme de sa vue polaire (fig. 7) et en vertu de la « loi du plus petit espace » déjà bien établie (Huynh, 1968*a* : 173) qui régit le phénomène de l'arrangement du pollen dans la tétrade chez les Angiospermes, un tel grain de pollen devrait orienter aussi vers son grain-frère (c'est-à-dire issu comme lui d'une même division homéotypique) un côté du carré qui représente son équateur. Cependant, les apertures étant situées aux points médians des côtés de ce carré, les deux microspores d'un couple de microspores-sœurs devraient orienter, dans la tétrade, l'une vers l'autre, non pas deux apertures comme

dans le cas précédent, mais une seule aperture. (Pour avoir une idée de cet arrangement, il suffit de transposer par imagination le carré de la figure 7 sur chacun des rectangles — qui représentent les microspores — de la figure 1, de manière à ce que les côtés de ce carré soient parallèles à ceux de chacun de ces rectangles.)

Ce raisonnement nous a conduit à supposer l'existence simultanée de deux types d'arrangement dans la tétrade, diamétralement opposés chez les espèces de la section *Sideritis*, à moins qu'il n'y ait un phénomène secondaire qui transforme l'équateur des microspores au cours de leur maturation.

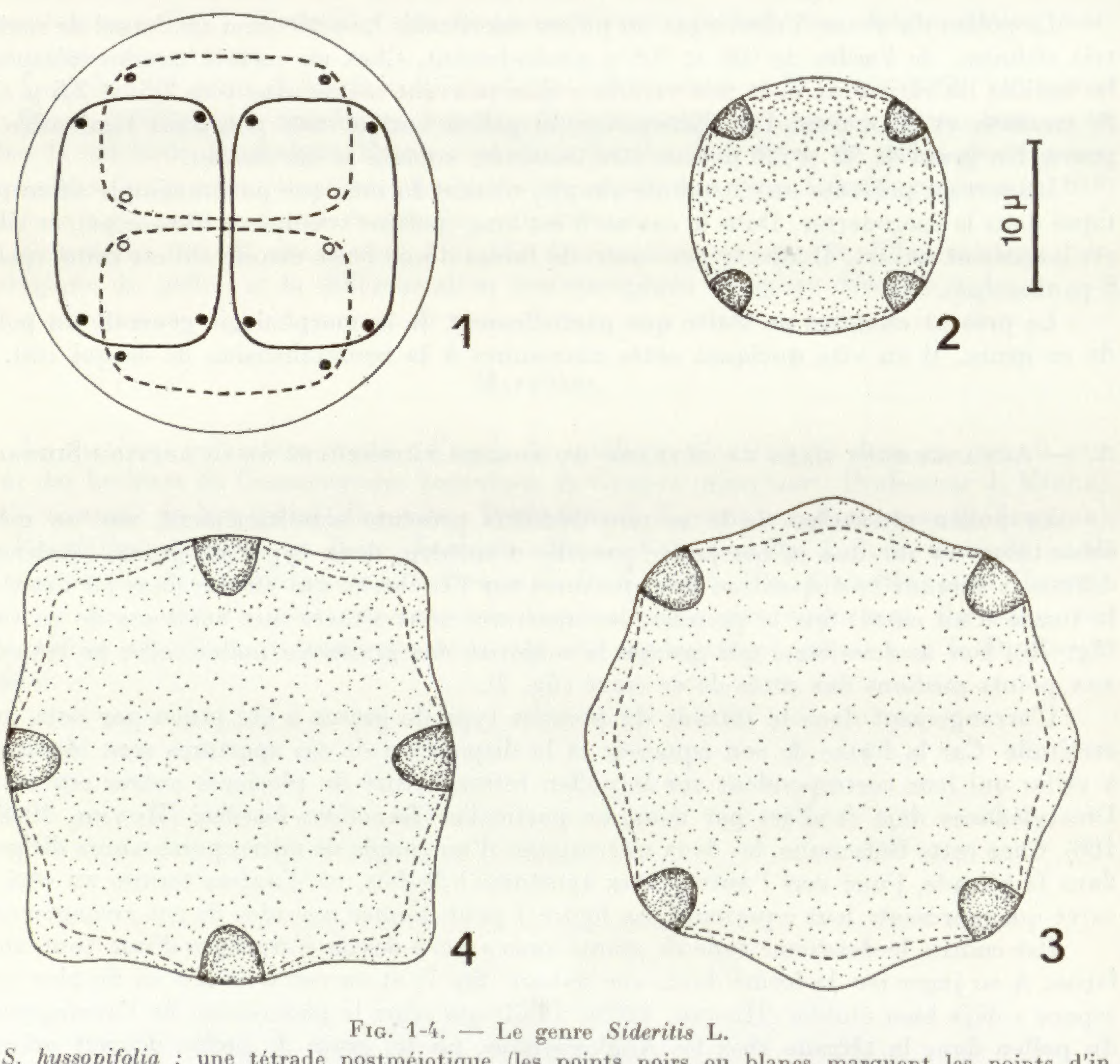


FIG. 1-4. — Le genre *Sideritis* L.

1, *S. hyssopifolia* : une tétrade postméiotique (les points noirs ou blancs marquent les points d'intersection entre les apertures et l'équateur de la jeune microspore) ; 2, vue polaire d'une jeune microspore de la tétrade portée par la figure 1 (la ligne en pointillé qui court plus ou moins parallèlement au pourtour de la figure indique la limite intérieure de l'exine ; cette remarque est valable aussi pour les figures suivantes) ; 3 et 4, même espèce, deux grains de pollen représentés en vue polaire (réticulum non représenté).

C'est pour vérifier cette supposition qu'une étude à ce point de vue a été faite chez *S. hyssopifolia*. La méthode est la même que celle déjà utilisée dans notre travail de 1969*c* : squash léger d'anthères fraîches dans un mélange de rouge congo et d'hydrazide maléique technique pour en faire sortir des tétrades de microspores. Ce mélange (Stainier *et al.*, 1967), une fois de plus, s'est révélé très favorable à ce genre d'étude : par son action sélective sur l'exine des microspores, il permet de repérer facilement leurs apertures qui restent incolores ou se colorent très peu. Plus les microspores sont avancées, plus leur exine est intensément colorée ; par conséquent plus leurs apertures sont faciles à repérer.

Au cours du développement des microspores dans la tétrade postméïotique, les apertures deviennent de plus en plus visibles. Cependant, c'est vers la fin du stade de tétrade postméïotique que la visibilité des apertures devient optimale ; de plus, les microspores présentent alors un aspect turgescent, ce qui permet de situer fidèlement les apertures.

A cette étape du stade de tétrade postméïotique, les microspores ont un équateur en forme de carré dont les apertures occupent toujours les sommets (fig. 2). Un très grand nombre de tétrades favorables ont été observées. Sur ces tétrades (fig. 1), les microspores sont réparties en deux couples situées à deux niveaux différents par rapport à l'observateur. Les microspores partenaires de chaque couple sont symétriques l'une avec l'autre par rapport au diaphragme commun qui les sépare. Elles orientent en outre l'une vers l'autre toujours deux apertures à la fois. En somme, ce sont des figures de tétrades postméiotiques semblables à celles qui ont été observées chez *Impatiens hawkeri*. L'arrangement du pollen de *S. hyssopifolia* dans la tétrade est donc exactement le même que celui de la Balsamine.

Cependant, au stade de microspores libres, on assiste à une transformation spectaculaire de l'équateur des microspores. Cette transformation est définitive. Il en résulte qu'au stade de pollen mûr, seule une faible proportion de grains garde encore la forme équatoriale relevée au stade de tétrade postméïotique (fig. 2), tandis que la très grande majorité d'entre eux présentent un équateur tout à fait différent (fig. 4). Celui-ci, en effet, prend l'aspect d'un carré où les apertures sont situées, non pas aux sommets, mais bien aux points médians des côtés de ce carré. Un très faible pourcentage de grains intermédiaires entre ces deux catégories a été également relevé : l'équateur y ressemble à un octogone régulier (fig. 3).

Remarque. Il est certain que le mode d'arrangement dans la tétrade observé chez *S. hyssopifolia* est aussi de règle chez toutes les espèces du genre *Sideritis* qui possèdent aussi un pollen tétracolpé. Cependant, à en juger par le pollen mûr de ces espèces, il paraît évident que la transformation spectaculaire de l'équateur au stade de microspores libres ne se produit de façon massive que chez celles appartenant à la section *Sideritis*.

B. — Principaux types de pollen

1. **Le type tricolpé**

Ce type de pollen (fig. 5 et 6) est caractérisé par trois apertures méridiennes simples, de même longueur et divisant plus ou moins régulièrement l'équateur du pollen. Le type

tricolpé peut être subdivisé en deux sous-types très nettement distincts. Le premier, qu'on peut appeler le « type Montana », s'observe exclusivement chez *S. montana* et *S. remota*. Il est caractérisé par un réticulum dont les parties non-colpifères (au nombre de cinq : deux aux pôles, trois sur l'équateur) présentent chacune une zone centrale formée de mailles larges et entourée d'autres nettement beaucoup plus petites (fig. 5). Le deuxième, le « type Balansae », n'a été relevé que chez *S. balansae*. Ici les zones dites centrales des parties non-colpifères du type précédent font défaut (fig. 6).

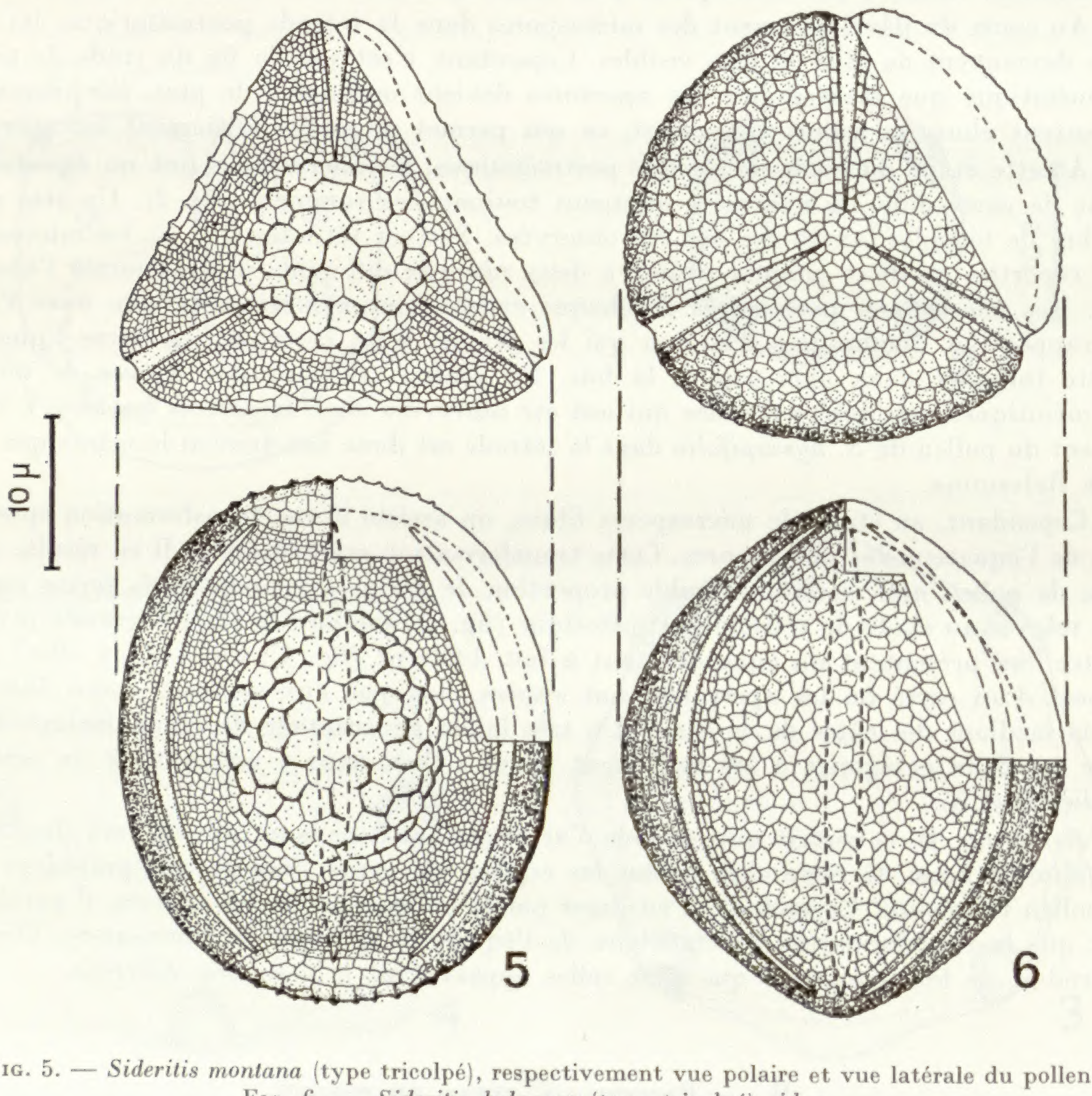


FIG. 5. — *Sideritis montana* (type tricolpé), respectivement vue polaire et vue latérale du pollen.
FIG. 6. — *Sideritis balansae* (type tricolpé), *idem*.

Le type tricolpé constitue l'apanage exclusif et uniforme de la section *Hesiodia*, formée seulement de trois espèces. EL-GAZZAR et WATSON (1968 : 740) l'ont cependant signalé chez onze espèces de *Sideritis* sans toutefois les mentionner.

2. Le type tétracolpé

Ce type de pollen (fig. 7) est caractérisé par quatre apertures méridiennes simples, de même longueur et partageant plus ou moins régulièrement l'équateur.

Le type tétracolpé s'observe dans les sections *Sideritis*, *Burgsdorffia*, *Empedocleopsis* et *Marrubiastrum*. Dans la première section la très grande majorité des grains de pollen ressemblent à la figure 7 ; le reste à la figure 7b ou à la figure 3. Dans les trois autres sections, on n'observe généralement que des grains semblables à la figure 7b, ou accessoirement des grains pareils à la figure 3, et pratiquement pas de grains analogues à la figure 7.

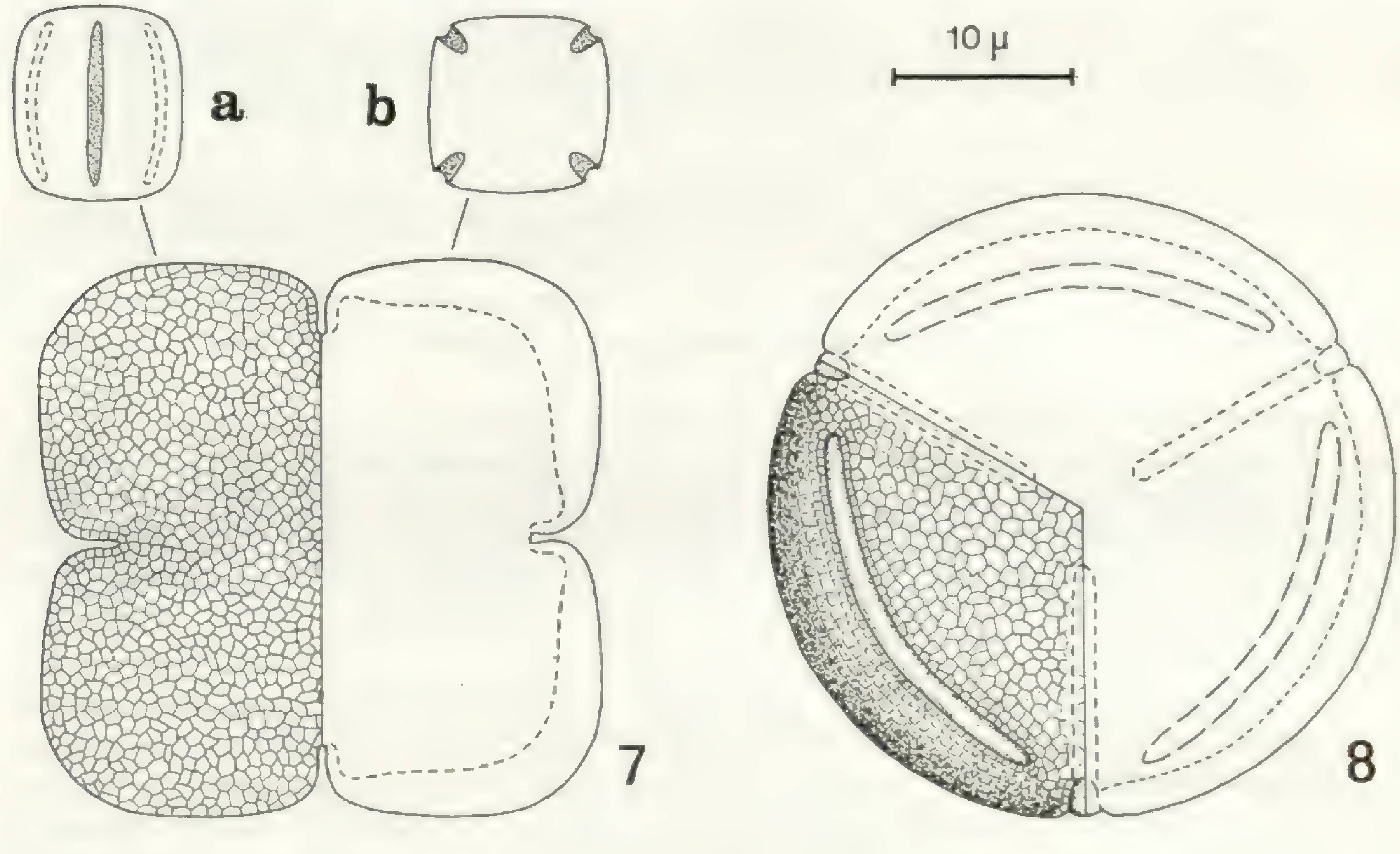


Fig. 7. — *Sideritis hyssopifolia* (type tétracolpé), un grain de pollen en vue polaire : *a*, vue latérale (schématisée) ; *b*, une forme pollinique accessoire en vue polaire (schématisée).
Fig. 8. — *Sideritis perfoliata* (type 6-pantocolpé), un grain de pollen.

3. Le type 6-pantocolpé

Ce type de pollen (fig. 8) est caractérisé par six apertures simples, de longueur réduite et disposées sur le sporoderme suivant les six arêtes d'un tétraèdre plus ou moins régulier, de manière que leurs apex se conjuguent trois à trois en quatre points différents.

Il constitue l'apanage exclusif et uniforme de la section *Empedoclea*.

II. ÉTUDE MONOGRAPHIQUE

Généralités

Il est nécessaire de dire d'abord quelques mots sur la systématique du genre *Sideritis*. Dans la 5e édition des « Species Plantarum » de Linné en 1800, tome 3, page 63, Willdenow subdivise ce genre en trois groupes. Le premier rassemble les espèces regardées par cet auteur comme dépourvues de bractées (les « Ebracteatae ») ; le deuxième, celles dont les bractées restent entières ; le troisième, celles où ces dernières sont dentées. Les deux derniers groupes de Willdenow sont des groupes naturels, et leur délimitation reste encore valable à l'heure actuelle.

Bentham (1848) subdivise le groupe *Ebracteatae* de Willdenow en deux sections : la section *Marrubiastrum* (un groupe naturel, correspondant au genre *Leucophae*) et la section *Hesiodia* qui réunit les genres *Hesiodia* et *Burgsdorffia*. Quant aux deux autres groupes de Willdenow, ils deviennent respectivement la section *Empedoclea* et la section *Eusideritis*.

Briquet (1895) subdivise à son tour la section *Hesiodia* de Bentham en deux sections : la section *Hesiodia* proprement dite et la section *Burgsdorffia*. Bien qu'il ait été critiqué par certains auteurs — par exemple par El-Gazzar et Watson (1968) qui donnent leur préférence plutôt à celui de Bentham — en tant que système pour la famille des Labiées tout entière, le système de Briquet reste néanmoins valable quant au genre *Sideritis*. Il compte cinq sections disposées dans l'ordre suivant : *Hesiodia*, *Burgsdorffia*, *Eusideritis*, *Empedoclea*, *Marrubiastrum*.

Le système évolutif qui servira de charpente à notre étude monographique est dans l'ensemble le même que celui de Briquet. Il diffère de ce dernier seulement par l'adjonction d'une nouvelle section, la section *Empedocleopsis*. Les principaux groupes taxonomiques du genre *Sideritis* auront donc, dans notre système, des rangs de sections. Il semble cependant plus logique de leur accorder des rangs de sous-genres, vu la différenciation morphologique très bien délimitée de la plupart d'entre eux. Néanmoins cette considération ne sera pas retenue dans le présent travail étant donné qu'elle n'apporte rien de vraiment nouveau à la connaissance de ce genre, sauf d'inutiles problèmes de nomenclature.

Dans l'étude monographique faite ci-après, la répartition géographique, qui en général suit immédiatement l'espèce, est indiquée, sauf précision, par l'« Index Kewensis ». Les taxons dont le statut taxonomique n'est pas encore définitif à l'heure actuelle seront considérés comme des espèces valides, bien que certains d'entre eux soient en réalité des taxons infraspécifiques ou probablement des synonymes. Ainsi le *S. glandulifera* Post (1893), bien qu'il fût regardé par certains auteurs, dont Davis (1951), comme synonyme de *S. perfoliata*, sera traité comme une espèce distincte. D'autre part, chaque section taxonomique présentant uniformément un seul type de pollen, il n'est pas nécessaire d'arranger,

dans une même section, les espèces d'après leurs affinités. Quant aux échantillons d'herbier sur lesquels du pollen a été prélevé pour cette étude, ils ne seront cités que partiellement. Ceux qui se rapportent aux espèces très répandues en Europe ou très cultivées dans les jardins botaniques, comme *S. hyssopifolia* ou *S. canariensis*, ne seront pas mentionnés.

1. **Section Hesiodia** (Moench) Bth.

Pollen : type tricolpé.

1. *S. balansae* Boiss. (Asie mineure et Syrie : Boissier, 1879, et Post, 1896) : *Bornmüller 3097* (G), Angora ; *Bourgeau* NEU. *13809* (NEU), Arménie. Cette espèce a un pollen facilement reconnaissable (cf. p. 6).
2. *S. montana* L. (pays méditerranéens, Proche-Orient et Moyen-Orient), var. *montana* : *Aucher-Eloy 1677* (G), Constantinople. — Var. *comosa* Boiss. : *Görz 396* (G), Anatolie, Gümüsane. — Var. *cryptantha* Boiss. : *Funk 7-1898* (G), Espagne. — Var. *villosa* Freyn : *Keck & Pichler* (G), Bulgarie, Dermendere.
3. *S. remota* Urv. (Grèce, Asie mineure : Boissier, 1879) : *Balansa 306* (NEU), Smyrne ; *Bornmüller 3100* (G), Angora ; *Heldreich 386* (G), Athènes.

2. **Section Burgsdorffia** (Moench) Briq.

Pollen : type tétracolpé.

4. *S. cossoniana* Ball. (Maroc : Briquet, 1895) : *Jahandiez 204* (G), Agadir.
5. *S. curvidens* Stapf (Asie mineure : Bornmüller, 1900) : *Haradjian 664* (G), Chypre.
6. *S. lanata* L. (Grèce, Asie mineure) : *Bornmüller 3098* (G), Angora.
7. *S. purpurea* Talb. (Grèce, Dalmatie, Asie mineure : Briquet, 1895) : *Aucher-Eloy 1676* (G), Asie mineure ; *Heldreich 1273* (G), Grèce.
8. *S. romana* L. (régions méditerranéennes).
9. *S. villosa* Coss. (Maroc) : *Jahandiez 510* (G), Bekrit.

3. **Section Sideritis**

Syn. Sect. *Eusideritis* Bentham (1848)

Pollen : type tétracolpé.

La plupart des espèces de cette section étant endémiques d'Espagne, la répartition géographique ne sera indiquée que dans les cas qui font exception à cette règle.

10. *S. aculeata* (Bubani) Font Quer : *Sennen 6801* (G), Cerdagne.
11. *S. angustifolia* Lamk. : *Bourgeau 1656* (G).
12. *S. angustini* Senn. & Pau : *Sennen 348* (G), Catalogne.
13. *S. arborescens* Salzm. : *Bourgeau 1989* (G), Algarve.
14. *S. briquetiana* Font Quer & Pau (Maroc) : *Sennen & Mauricio 8483* (G), Beni-Bu-Yahi.

15. *S. catalaunica* Senn. & Pau : *Sennen 350* (G), Llers.
16. *S. cavanillesii* Lag. (sud de l'Europe) : *Elias* (Z), Castilla, Miranda, 14-6-1907.
17. *S. endressii* Willk. : *Reverchon 1371* (G), Jaen.
18. *S. funkiana* Willk. : *Gautier* (G), Granada, 29-6-1896.
19. *S. glacialis* Boiss. : *Huter, Porta & Rigo 1058* (G), Sierra Nevada.
20. *S. glauca* Cav. : *Porta & Rigo 608* (G), Alicante.
21. *S. grandiflora* Salzm. (Espagne, Maroc) : *Font Quer 556* (G), Maroc, Tetauen.
22. *S. guyoniana* Boiss. & Reut. (Afrique du Nord) : *Bourgeau 40* (G), Oran.
23. *S. hirsuta* L. (sud de l'Europe).
24. *S. hyssopifolia* L. (sud de l'Europe).
25. *S. ilicifolia* Willd. : *Saint-Lager* (G), Huesca, 13-7-1892.
26. *S. ilorcitana* Senn. : *Sennen & Jeronimo 7195* (G), Murcie-Lorca.
27. *S. incana* L. : *Reverchon 1098* (G), Sierra de Cazorla.
28. *S. lacaitae* Font Quer : *Herb. Lacaita 309/26* (G), Sierra Morena.
29. *S. lagascana* Willk. : *Reverchon 1099* (G), La Puebla.
30. *S. lasiantha* Pers. : *Bourgeau 1423* (G), Almeria.
31. *S. leucantha* Cav. : *Jeronimo 4957* (G), Murcie-Lorca.
32. *S. linearifolia* Lag. : *Elias* (Z), Castilla, Miranda, 7-1907.
33. *S. lurida* Gay : *Durieu 248* (Z), Asturies.
34. *S. maireana* Font Quer (Maroc) : *Font Quer 533* (G), Bu-Meziat.
35. *S. marcellii* Elias & Senn. : *Elias* (G), Castilla, 8-7-1907.
36. *S. mariae* Senn. (Espagne, Pyrénées) : *Gonzalo 6874* (G), Catalogne, Nuria.
37. *S. ochroleuca* de Noé (Afrique du Nord) : *Ex herb. Cosson* (G), Maroc, Ibrahim, 29-6-1888.
38. *S. ovata* Cav. : *Elias* (G), Barrio, 9-8-1912.
39. *S. peyeri* Timb. (sud de l'Europe) : *Doumergue 374* (Z), Aude.
40. *S. pungens* Bth. : *Losa 9168* (G), San Felices.
41. *S. scordioides* L. (sud de l'Europe).
42. *S. spinosa* Lamk. : *Léon 9084* (G), Teruel.
43. *S. stachyoides* Willk. : *Reverchon 1092* (G), Almeria.
44. *S. subatlantica* Doum. (Afrique du Nord : Doumergue, 1918) : *Font Quer 379* (G), Maroc, Bocoia.

4. **Section Empedoclea** (Raf.) Bth.

Syn. Gen. *Empedoclia* Raf.

« Suffrutices vel herbae perennes, basi lanati. Folia floralia integerrima, flores sessiles amplectantia. » (Bentham, 1848).

Pollen : type 6-pantocolpé.

45. *S. ambigua* Fenzl (Asie mineure) : *Balansa 1089* (G).
46. *S. argyrea* Davis (Asie mineure) : *Davis 14438* (K), Antalya, Alanya.
47. *S. armeniaca* Bornm. (Arménie). — Syn. *S. bourgaei* Boiss. mss. (cf. Bornmüller, 1932) : *Bourgeau 211* (G), Arménie, Mt Almuska.
48. *S. bilgeriana* Davis (Asie mineure) : *Davis 16160* (G), Konya, Ermenek.

49. *S. brevibracteata* Davis (Asie mineure) : *Davis 14493* (K), Antalya, Alanya.
50. *S. brevidens* Davis (Asie mineure) : *Davis 16358* (G), Mersin, Gülnar.
51. *S. chlorostegia* Juz. (Crimée) : *S. & D. Juzepczuk 3937* (G).
52. *S. cilicica* Boiss. & Bal. (Asie mineure) : *Balansa 504* (G), NO Mersina ; *Péronin 70* (NEU), Cilicie, Anamour.
53. *S. condensata* Boiss. & Heldr. (Asie mineure) : *Heldreich* (G), inter Marla et Adalia, 7-1845. — Var. *subremota* Davis : *Davis 15141* (G), Antalya, Gebiz.
54. *S. congesta* Davis & Hub.-Mor. (Asie mineure) : *Davis 16327* (G), Mersin, Anamur.
55. *S. cypria* Post (Chypre) : *Haradjian 371* (G), près Monastère arménien.
56. *S. erythrantha* Boiss. & Heldr. (Asie mineure) : *Davis 15507* (G), Antalya, Gebiz ; *Heldreich* NEU. *13811* (NEU), inter Marla et Adalia.
57. *S. euboea* Heldr. (Grèce) : *Heldreich 793* (G) ; *Regel* (G), Mt Dhelphy.
58. *S. galatica* Bornm. (Asie mineure) : *Bornmüller 14568* (G), Kalecik, Kyrk-kys-dagh.
59. *S. germanicopolitana* Bornm. (Asie mineure) : *Bornmüller 14566* (G), Germanicopolis. — Ssp. *viridis* (Hausskn.) Bornm. Syn. *S. arguta* Boiss. & Heldr. var. *viridis* Hausskn. (cf. Bornmüller, 1932) : *Sintenis 4526* (G), *3912* (Z), Paphlagonia, Kastamuni.
60. *S. glandulifera* Post (Syrie) : *Haradjian 2465* (G), Mts Amanus, Kusliji.
61. *S. gracilis* Barbey (Asie mineure) : *Pichler s. n.* (Barbey lect.) (Z), Lycia, 6-7-1883.
62. *S. hispida* Davis (Asie mineure) : *Davis 16617* (G), Konya, Bozkir.
63. *S. hololeuca* Boiss. & Heldr. (Asie mineure) : *Davis 16238* (G), Konya, Ermenek. *Heldreich* NEU. *13815* (NEU), vallis Djoksou Isaurici.
64. *S. kurdica* Bornm. (Asie mineure) : *Rechinger 10642* (G), Irak, Mosul.
65. *S. leptoclada* Schwarz & Davis (Asie mineure) : *Davis 13566* (K), Mugla.
66. *S. libanotica* Labill. (Asie mineure, Proche-Orient), ssp. *linearis* (Bth.) Bornm. : *Davis 13734* (G), Antalya, Yuva. *Hayeck 566* (Z), Ulukischala. — Ssp. *violascens* (Davis) Davis : *Davis 16250* (G), Konya, Ermenek. *Davis 16191* (K, sub nom. *S. violascens* Davis), Konya, between Ermenek and Karaman.
67. *S. lycia* Boiss. & Heldr. (Asie mineure) : *Heldreich* NEU. *13816* (NEU), Lycia, Tcherali, a. 1845.
68. *S. marschalliana* Juz. (Crimée) : *Juzepczuk & Vysokoostrovskaja 3939* (G), Bielogorsk.
69. *S. nusairiensis* Post (Syrie ; Asie mineure : Davis 1951) : *Haradjian 432* (G), Mts Amanus. *Davis 16408* (G), Antalya, Dildil-dag.
70. *S. perfoliata* L. (Asie mineure, Proche-Orient, Grèce ; absent en Sicile et en Espagne : Boissier, 1879) : *Balansa 505* (G), Mersina ; *Boissier* NEU. *13817* (NEU), Smyrne, Bournabat.
71. *S. scardica* Griseb. (Grèce) : *Rechinger 20821* (G), Mt Smolika.
72. *S. sicula* Ucria (Italie, Espagne : Willkomm & Lange 1870) : *Rigo 376* (G), Calabria, Mt Pollino.
73. *S. sipylea* Boiss. (Asie mineure) : *Major 363* (G), Samos, Mt Kierki ; *Davis 18361* (G), Aydia, Samsun dagh ; *Boissier* NEU. *13821*, *13822* & *13823* (NEU), Mts Sipylus.
74. *S. stricta* Boiss. & Heldr. (Asie mineure) : *Heldreich* (G), Taurus Pamphylus, inter Marla et Adalia, 7-1845.
75. *S. syriaca* L. (Crète ! : Boissier, 1879) : *Rechinger 14262* (G), Mts Psiloritis ; *Reverchon 137* (NEU, sub nom. *S. cretica* Boiss.), Mt Volokia.

76. *S. taurica* M. B. (Asie mineure, Caucase ; Liban : Post, 1896) : *Saint-Lager* (G), Konia, Ak Chehir, 7-7-1907.
77. *S. theezans* Boiss. & Heldr. (Grèce) : Herb. *Heldreich 1367* (G), E. Laconia ; *Heldreich* NEU. *13832* (Mt Kyllene) et *Heldreich* NEU. *13833* (Mts Malevo et Taygetus) (NEU).
78. *S. trojana* Bornm. (Asie mineure) : *Sintenis 549* (G), Troas, Mt Szuszus-dagh.

5. **Section Empedocleopsis** Huynh, sect. nov.

Suffrutices, basi lanati. Folia floralia integerrima, flores breviter pedicellatos amplectantia. Calycis dentes aequales. Corolla longe exserta, calyce duplo longior.

Species typica : *S. gomeraea* Bolle (1860).

Species aliae : *S. cabrerae* Ceballos & Ortuño (1947),
S. nutans Sventenius (1960).

Cette section est en apparence très voisine de la section précédente, d'où son nom. Elle en diffère par la présence d'un pédicelle court, cependant nettement visible, qui fait défaut dans la section *Empedoclea*. Elle compte, à notre connaissance, trois espèces endémiques, toutes les trois de l'île Gomera (Canaries).

Pollen : type tétracolpé.

79. *S. gomeraea* Bolle : *Bourgeau 60* (G, sub nom. *S. gomeraea* de Noé), Valle Hermingua.
80. *S. nutans* Svent. : *Zogg* (Z), Taguluche, 18-5-1969.

6. **Section Marrubiastrum** (Moench) Bth.

Les espèces de cette section sont considérées à l'heure actuelle par certains taxonomistes comme constituant un genre distinct : le genre *Leucophae*. Elles sont endémiques des îles Canaries et de l'île Madère.

Pollen : type tétracolpé.

81. *S. argosphacelus* (Webb) Bornm. : *Pitard 641* (G), Teneriffe, Punta Teno.
82. *S. canariensis* L.
83. *S. candicans* Ait. : *Bourgeau 499* (G), Teneriffe.
84. *S. dasygnaphala* (Webb) comb. nov. ined. (= *Leucophae dasygnaphala* Webb) : *Bourgeau 1486* (G), Cumbre de Nublo.
85. *S. macrostachys* Poir. : *Pitard 642* (G), Teneriffe.
86. *S. massoniana* Bth. : *Pitard 298* (G), Teneriffe, Mt Nina.
87. *S. soluta* (Webb) comb. nov. ined. (= *Leucophae soluta* Webb) : *Bourgeau 1487* (NEU), Teneriffe.
88. *S. stricta* (Webb) comb. nov. ined. (= *Leucophae stricta* Webb) : *Bourgeau 1484 bis* (G), Teneriffe.

III. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

A. — Considérations taxonomiques à la lumière des données polliniques

L'étude monographique du pollen du genre *Sideritis* a montré l'existence d'un parallélisme rigoureux entre la différenciation de la morphologie macroscopique et celle de la morphologie pollinique. Les espèces de chaque section présentent uniformément un même type de pollen. Une telle uniformité pollinique est peu fréquente chez les genres de Dicotylédones eurypalyniques. Cette uniformité jointe à une diversification assez poussée du pollen indique que ce dernier peut être d'une utilité décisive dans la taxonomie de ce genre.

Ainsi, si la structure du calice a permis à Briquet (1895) de subdiviser l'ancienne section *Hesiodia* de Bentham (1848) en deux sections distinctes — la section *Hesiodia* proprement dite et la section *Burgsdorffia* — cette séparation est également justifiée par les données polliniques. La première section possède en effet à elle seule, et uniformément, le type tricolpé, tandis que la deuxième présente un pollen tétracolpé.

Le cas de l'ancienne section *Empedoclea* (= les sections *Empedoclea* et *Empedocleopsis* réunies) est plus ou moins analogue. La section *Empedoclea* proprement dite est caractérisée essentiellement par une bractée entière qui embrasse des fleurs sessiles. Elle s'est différenciée vraisemblablement à partir de l'Asie mineure, d'où elle se serait propagée ensuite vers le Caucase, le Proche-Orient et la Grèce. Son aire géographique couvre donc la partie orientale du territoire du genre. L'espèce la plus occidentale connue jusqu'en 1860, c'est-à-dire jusqu'à la date de la publication de Bolle (voir l'alinéa suivant), est sans doute *S. sicula* qui colonise la Sicile, l'Italie du centre et l'Espagne (Willkomm et Lange, 1870). Ces deux auteurs signalent aussi *S. perfoliata* en Espagne, une autre espèce de cette section. Cependant, d'après Boissier (1879), ce serait une erreur.

En 1860, Bolle décrit *S. gomeraea*. Cette dénomination a été donnée par de Noé à une collection d'échantillons récoltés par Bourgeau à l'île Gomera sous le n° 60 ; cependant elle n'avait pas été validement publiée. Dans son travail, Bolle a classé cette espèce dans la section *Empedoclea*, tout en précisant que sa fleur est pourvue d'un court pédicelle et non sessile comme chez les autres espèces de cette section. Bornmüller (1923 : 277) la considère par contre comme une véritable espèce de cette section. D'autres botanistes, même modernes (!), probablement influencés par l'endémicité frappante du « genre » *Leucophae* (= section *Marrubiastrum*) aux îles Canaries-Madère, la rangent dans ce « genre ».

Une espèce voisine de *S. gomeraea* et endémique aussi de l'île Gomera — à savoir *S. cabrerae* — a été découverte en 1947 par Ceballos et Ortuño. Cependant les deux auteurs espagnols n'ont pas précisé sa position taxonomique.

Une troisième espèce voisine et endémique aussi de l'île Gomera — *S. nutans* — a été définie en 1960 par Sventenius. Malgré la présence d'un pédicelle, elle a été classée par cet auteur dans la section *Empedoclea.*

En réalité, *S. gomeraea, S. cabrerae* et *S. nutans* ont une position taxonomique distincte. La forme de leur bractée les rapproche de la section *Empedoclea* et non de la section *Marrubiastrum.* Ranger *S. gomeraea* dans le « genre » *Leucophae* est donc inadmissible. Néanmoins, la fleur de ces espèces n'est pas sessile comme chez les espèces authentiques de la section *Empedoclea.* Le pédicelle qui la soutient est court, cependant nettement visible. Ce caractère morphologique indique sûrement, à lui seul déjà, que ces trois espèces ne trouvent pas leur place dans la section *Empedoclea.*

Cependant c'est sur le plan pollinique que la position distincte de ces trois espèces vis-à-vis des espèces authentiques de la section *Empedoclea* apparaît dans toute sa netteté. En effet, celles-ci sont les seules espèces du genre à avoir un pollen 6-pantocolpé. Par contre, *S. gomeraea, S. nutans* (et sans doute *S. cabrerae* aussi) présentent un pollen tétracolpé. Plus l'uniformité et la particularité polliniques des espèces authentiques de la section *Empedoclea* sont frappantes, plus la position distincte des trois espèces endémiques de l'île Gomera est évidente.

B. — Phylogenèse du genre Sideritis et données polliniques

L'utilisation de données polliniques dans la reconstitution de la phylogenèse d'un genre pose comme préalable la recherche de la phylogénie de son pollen. En outre, il est évident que la répartition géographique actuelle de ce genre — et par là, sa palynogéographie (Huynh, 1968*c* : 492-506) — sont d'une utilité certaine dans cette tentative. La parfaite homogénéité du pollen à l'intérieur de chaque section du genre *Sideritis*, ainsi que la simplicité de la phylogénie de son pollen, de même la répartition géographique dans l'ensemble assez distincte de ses groupes taxonomiques sont autant d'éléments favorables à la reconstitution de son histoire.

1. Phylogenèse du genre *Sideritis* à la lumière des données macroscopiques et phytogéographiques

Dans le « Prodromus » de de Candolle, Bentham (1848) a établi pour le genre *Sideritis* un système basé sur la réduction progressive de son appareil végétatif. On y distingue trois principaux groupes. Le premier, au port frutescent, est formé par la section *Marrubiastrum.* Le deuxième, suffrutescent, compte les deux sections *Empedoclea* et *Eusideritis.* (Dans ce groupe on peut inclure la nouvelle section *Empedocleopsis.*) Le troisième, au port herbacé, correspond à la section *Hesiodia* non modifiée de Bentham (= les sections *Hesiodia* et *Burgsdorffia* réunies). Il paraît certain que Bentham n'a pas conçu son système dans un contexte évolutif tel qu'on l'entend à l'heure actuelle, mais plutôt comme une simple subdivision du genre *Sideritis* destinée à donner une vue d'ensemble de la différenciation morphologique essentielle de ce genre — étant donné que son système pour le genre *Side-*

ritis a été mis au point en 1834 (cf. BENTHAM, 1848 ; STAFLEU, 1967 : 27 simult.), alors que l' « Origine des espèces » de DARWIN n'a paru qu'en 1859.

Par contre le système de BRIQUET (1895) est à l'inverse de celui de BENTHAM. Ses cinq sections peuvent être rangées en trois principaux groupes suivant que le port est herbacé, suffrutescent ou frutescent. Malgré cette classification apparemment fondée sur l'appareil végétatif, le système de BRIQUET est en réalité basé sur la structure de l'appareil reproducteur (calice, corolle, bractée). Il est vrai que cet auteur n'a pas précisé clairement l'organe de l'appareil reproducteur sur lequel il s'est basé pour établir la hiérarchie entre les cinq sections de son système. Cependant, il paraît qu'il a utilisé conjointement le calice et la corolle à cette fin.

L'utilisation de la fleur dans la définition d'un système évolutif pour un genre paraît bien fondée, en particulier pour le genre *Sideritis* où le calice et la corolle ont une diversification très poussée. Examinons les différents groupes taxonomiques de ce genre à ce double point de vue, sans toutefois négliger d'autres organes importants de la fleur tels que la bractée et le pédicelle.

Ainsi, dans les deux premières sections (*Hesiodia* et *Burgsdorffia*), la corolle est peu développée étant généralement plus courte que le calice. De plus, la bractée reste semblable à une simple feuille. Si le calice de la première section reste plus ou moins régulier, celui de la deuxième est fortement zygomorphe par le fait que la dent postérieure du calice est beaucoup plus développée que les autres. Cette zygomorphie accentuée du calice paraît indiquer que la section *Burgsdorffia* est plus évoluée que l'autre section.

Dans la section suivante (la section *Sideritis*), la corolle est plus différenciée étant donné qu'elle dépasse, à peine il est vrai, les dents du calice. De plus, la bractée est très bien différenciée, formant en outre une gaine embrassante.

Vient ensuite la section *Empedoclea*. Ici la corolle tend à dépasser, et largement, les dents du calice : chez un certain nombre d'espèces comme *S. sipylea* ou *S. syriaca*, la corolle est souvent deux fois plus longue que ce dernier. Il en résulte que la ligne de démarcation entre les lobes et le tube corollaires, encore largement au-dessous de la limite entre les dents et le tube calicinaux dans la section précédente, tend à s'en rapprocher et même à la dépasser dans la section *Empedoclea* ; et que le rapport de longueur entre les lobes et le tube corollaires tend à diminuer en allant de la section *Sideritis* à la section *Empedoclea*. Cela signifie une soudure plus poussée des pétales. De plus, c'est dans la section *Empedoclea* que le pédicelle floral atteint son plus haut degré de réduction dans tout le genre, la fleur étant régulièrement sessile. Ce caractère particulier, qui constitue sans doute un indice évolutif valable, confère à cette section évoluée une position particulièrement isolée dans le genre *Sideritis*. Quant à la bractée, elle forme une gaine embrassante comme dans la section précédente.

Enfin c'est la section *Marrubiastrum*. Ici la corolle dépasse nettement, et de façon uniforme, le calice. La ligne de démarcation entre les lobes et le tube corollaires dépasse les dents de ce dernier. De plus, le rapport de longueur entre les lobes et le tube corollaires diminue très visiblement en comparaison avec la section précédente. Quant au calice, il semble avoir le plus haut degré de spécialisation dans tout le genre. En effet, c'est dans la section *Marrubiastrum* que le rapport de longueur entre la partie non soudée du calice (c'est-à-dire ses dents) et celui-ci a la valeur la plus faible. C'est donc dans cette section que la soudure des sépales atteint son plus haut degré. De plus, si dans les sections *Hesiodia*

et *Burgsdorffia* les dents divergentes du calice donnent à la partie supérieure de celui-ci un aspect nettement évasé — ce qui confère au calice une forme d'entonnoir — cette forme d'entonnoir du calice tend à diminuer considérablement dans la section *Sideritis* et surtout dans la section *Empedoclea*, pour disparaître totalement dans la section *Marrubiastrum* où l'on trouve à sa place une forme purement campanulée.

En somme, l'évolution de la corolle comme celle du calice, même prises séparément, indiquent chez le genre *Sideritis* la hiérarchie progressive suivante : section *Hesiodia*, section *Burgsdorffia*, section *Sideritis*, section *Empedoclea*, section *Marrubiastrum*.

Dans le contexte d'un tel système évolutif du genre *Sideritis*, basé essentiellement sur la différenciation faible ou poussée de la corolle et du calice, quelle sera la place à assigner à la nouvelle section *Empedocleopsis* ? La corolle de cette section paraît avoir le plus haut degré de spécialisation dans tout le genre. Elle forme un tube généralement deux fois plus long que le calice. La ligne de démarcation entre les lobes et le tube corollaires dépasse, par ailleurs, très largement les dents de ce dernier. De plus, le rapport de longueur entre les lobes et le tube corollaires atteint la valeur la plus faible dans tout le genre. En outre, si le tube corollaire garde encore chez *S. gomeraea* et *S. cabrerae* une forme campanulée comme dans quelques sections précédentes, il devient nettement urcéolé chez *S. nutans*. Cette corolle urcéolée s'est déjà esquissée, à peine il est vrai, chez certaines espèces de la section *Marrubiastrum*. Cependant, c'est chez *S. nutans* qu'elle prend une forme extrêmement nette.

Néanmoins, le calice de la section *Empedocleopsis* n'a pas le même degré de spécialisation que sa corolle. Il rappelle celui de la section *Empedoclea* : son rapport de longueur entre les dents et le tube calicinaux est voisin de 1/3. Ce rapport a par contre une valeur voisine de 1/5 dans la section *Marrubiastrum*. On peut donc conclure que le calice possède dans la section *Empedocleopsis* le même degré d'évolution qu'il a dans la section *Empedoclea*.

Il en résulte que pour un système évolutif du genre *Sideritis* basé principalement sur la corolle, la nouvelle section doit sans doute être placée à la fin. Cependant, pour un autre prenant le calice comme critère primordial, elle aura sa place entre la section *Empedoclea* et la section *Marrubiastrum*. C'est à la deuxième solution que nous nous sommes rallié provisoirement dans ce travail. En effet, bien que les données polliniques semblent indiquer qu'il n'existe aucune parenté proche entre la section *Empedocleopsis* et la section *Empedoclea*, leurs bractées entières et embrassantes sont curieusement semblables. La bractée constituant chez le genre *Sideritis* un caractère taxonomique très important, il paraît impossible pour la taxonomie « classique » de renoncer à cette parenté. Par ailleurs, si l'on prend le calice comme critère principal, on a en même temps une progression continue en ce qui concerne l'habitus. On passe ainsi du port herbacé (sections *Hesiodia* et *Burgsdorffia*) au port suffrutescent (sections *Sideritis*, *Empedoclea* et *Empedocleopsis*), puis au port frutescent (section *Marrubiastrum*). Cette suite ne signifie pas que le port frutescent de la section *Marrubiastrum* doit être regardé comme plus évolué que le port herbacé des deux sections *Hesiodia* et *Burgsdorffia*, etc., étant donné le caractère essentiellement hétérobathmique de l'évolution (Takhtajan, 1959 ; Huynh, 1971). Cependant, cette progression curieusement continue ne semble pas dépourvue de signification dans le contexte de l'actuel genre *Sideritis*.

La répartition géographique des différents groupes taxonomiques du genre *Sideritis* appuie également la hiérarchie évolutive établie ci-dessus. Parmi les six sections de ce genre, ce sont les sections *Hesiodia* et *Burgsdorffia* qui ont la plus vaste répartition géographique, allant d'un bout à l'autre du bassin méditerranéen, en particulier *S. montana* (section *Hesiodia*) et *S. romana* (section *Burgsdorffia*). Par ailleurs, quoiqu'étant les plus largement répandues, ces deux sections ne comptent chacune qu'un nombre restreint d'espèces. Cette vaste répartition géographique, jointe à cette pauvreté en espèces représentatives, indique que ces deux sections, qui sont en outre très voisines l'une de l'autre, sont les deux groupes les plus anciens du genre.

Par contre, les autres sections, composées chacune de nombreuses espèces (excepté la section *Empedocleopsis* qui est plus ou moins un groupe aberrant), ont une répartition géographique limitée. Ainsi la section *Empedoclea* s'observe exclusivement dans la partie orientale du bassin méditerranéen. Son espèce la plus occidentale est sans doute *S. sicula* qui s'est répandue jusqu'en Espagne. La section *Sideritis* se localise grosso modo dans la partie occidentale de ce bassin.

Quant aux sections *Empedocleopsis* et *Marrubiastrum*, leur territoire (îles Canaries-Madère) est complètement détaché du territoire principal du genre. Cet isolement est d'autant plus curieux que ces îles n'hébergent aucun représentant des autres sections. La position extrême du territoire de ces deux sections par rapport à celui du genre *Sideritis*, jointe à certains de leurs caractères floraux qui peuvent être considérés comme les plus évolués dans tout le genre, semble indiquer que ces deux sections seraient en réalité les deux groupes les plus jeunes. Cela veut dire aussi que les sections *Empedoclea* et *Sideritis* seraient probablement « d'âge intermédiaire ».

2. Phylogenèse du genre *Sideritis* à la lumière des données polliniques et palynogéographiques

Des trois types de pollen distincts (les types tricolpé, tétracolpé et 6-pantocolpé) du genre *Sideritis*, lequel serait le plus primitif, c'est-à-dire le plus proche du pollen originel du genre ? A ce point de vue, le genre *Sideritis* doit être considéré dans le cadre de la famille des Labiées en général et des Marrubiées en particulier. Dans cette famille le pollen est généralement tricolpé ou hexacolpé. Le pollen triaperturé étant très commun chez les Dicotylédones, il est certain que le type tricolpé fut à l'origine de la différenciation du pollen de cette famille, et a donné par la suite naissance au type hexacolpé. A l'appui de cette hypothèse on peut citer encore le fait que le pollen hexacolpé présente généralement des grains trinucléés alors que le pollen tricolpé n'est formé que de grains binucléés (Erdtman, 1952 ; Waterman, 1960 ; Wunderlich, 1967). Dans le groupe des Marrubiées — qui ne compte que quatre genres (*Acrotome*, *Thuspeinanta*, *Marrubium* et *Sideritis*) que nous avons étudiés (non publié) en profondeur, tous les quatre, au point de vue pollinique — le pollen est uniformément du type tricolpé, sauf le genre *Sideritis* où l'on observe en outre les deux types tétracolpé et 6-pantocolpé. Le pollen tricolpé aurait donc été aussi à l'origine de la différenciation des Marrubiées et aurait donné ensuite les pollens tétracolpé et 6-pantocolpé.

Ainsi l'évolution du pollen du genre *Sideritis* montre les deux principaux aspects suivants : multiplication des apertures méridiennes (pollen tricolpé → pollen tétracolpé) et

aperturation intégrale du sporoderme (pollen tricolpé → pollen 6-pantocolpé). Ces deux aspects évolutifs du pollen ne constituent aucunement une particularité du genre *Sideritis*, puisqu'ils s'observent aussi chez plusieurs autres genres de Dicotylédones appartenant à des familles très diverses, tels que le genre *Utricularia* (Huynh, 1968*b* : 47), le genre *Oxalis* (Huynh, 1969*a* : 325-326), le genre *Pulsatilla* (Huynh, 1969*b* : 595), les genres *Anemone* et *Hepatica* (Huynh, 1970*a*), le genre *Lysimachia* (Huynh, 1971), etc. Le caractère universel de ces deux aspects évolutifs appuie encore plus fortement les conclusions exposées dans l'alinéa précédent.

A la lumière de la phylogénie du pollen du genre *Sideritis* ainsi établie, il devient évident que c'est la section *Hesiodia* qui est le groupe le plus ancien du genre. Quant aux autres sections, le fait qu'elles ont toutes un pollen dérivé leur confère de droit un degré d'évolution plus élevé que celui qui revient à la section *Hesiodia*. Cependant, il est difficile d'établir sûrement, sur la base des seules données polliniques, une hiérarchie évolutive entre elles. (Néanmoins, voir les trois alinéas suivants.)

Deux autres caractères évolutifs peuvent être relevés sur le pollen du genre *Sideritis*, plus précisément sur son pollen tétracolpé.

Le premier concerne son accroissement en dimensions. Ainsi un certain nombre d'espèces de la section *Burgsdorffia*, comme *S. curvidens*, *S. purpurea*, *S. romana*, ont un pollen nettement plus petit que celui des espèces appartenant aux sections *Sideritis*, *Empedocleopsis* et *Marrubiastrum*. Et, à son tour, le pollen de la plupart des espèces de la section *Sideritis* présente des dimensions légèrement plus petites par rapport aux espèces faisant partie des sections *Empedocleopsis* et *Marrubiastrum*. Cet aspect évolutif que constitue l'accroissement du pollen en dimensions a été amplement mis en relief par l'école palynologique française. Il a été relevé aussi par nous dans divers groupes taxonomiques : le genre *Tropaeolum* (Huynh, 1968*c* : 155), le genre *Pulsatilla* (Huynh, 1969*b* : 597), le genre *Lysimachia* (Huynh, 1971), la famille des Oxalidacées (Huynh, 1969*a* : 322). Le caractère universel de cet aspect évolutif prouve son bien-fondé.

Le deuxième consiste probablement dans la transformation spectaculaire de l'équateur de ce pollen relevée dans la section *Sideritis* au stade de microspores libres (p. 5). Elle paraît constituer un indice évolutif valable. Sur ce plan, la section *Sideritis* l'emporte incontestablement sur les sections *Burgsdorffia*, *Empedocleopsis* et *Marrubiastrum*.

La répartition géographique des types de pollen du genre *Sideritis* apporte aussi quelques lumières à la reconstitution de la phylogénie de ce genre. Si l'on fait abstraction du groupe ancien (sections *Hesiodia* et *Burgsdorffia*), les autres sections qui forment le groupe évolué de ce genre se partagent son territoire en deux parties très nettement distinctes. Dans la partie orientale, on ne trouve que le pollen 6-pantocolpé (section *Empedoclea*) ; dans la partie occidentale, s'observe seul le pollen tétracolpé (sections *Sideritis*, *Empedocleopsis* et *Marrubiastrum*). Bien que ces trois sections évoluées semblent avoir chacune une histoire indépendante, le fait qu'elles possèdent un même pollen qui, en outre, occupe une aire géographique curieusement continue (Espagne, Afrique du Nord, Canaries, Madère) semble indiquer qu'elles formeraient en réalité une même lignée phylogénique à l'origine de leurs différenciations respectives. L'affinité entre ces trois sections apparaît encore beaucoup plus nettement si l'on tient compte du fait que, dans la famille des Labiées, le pollen régulièrement tétracolpé constitue leur apanage exclusif.

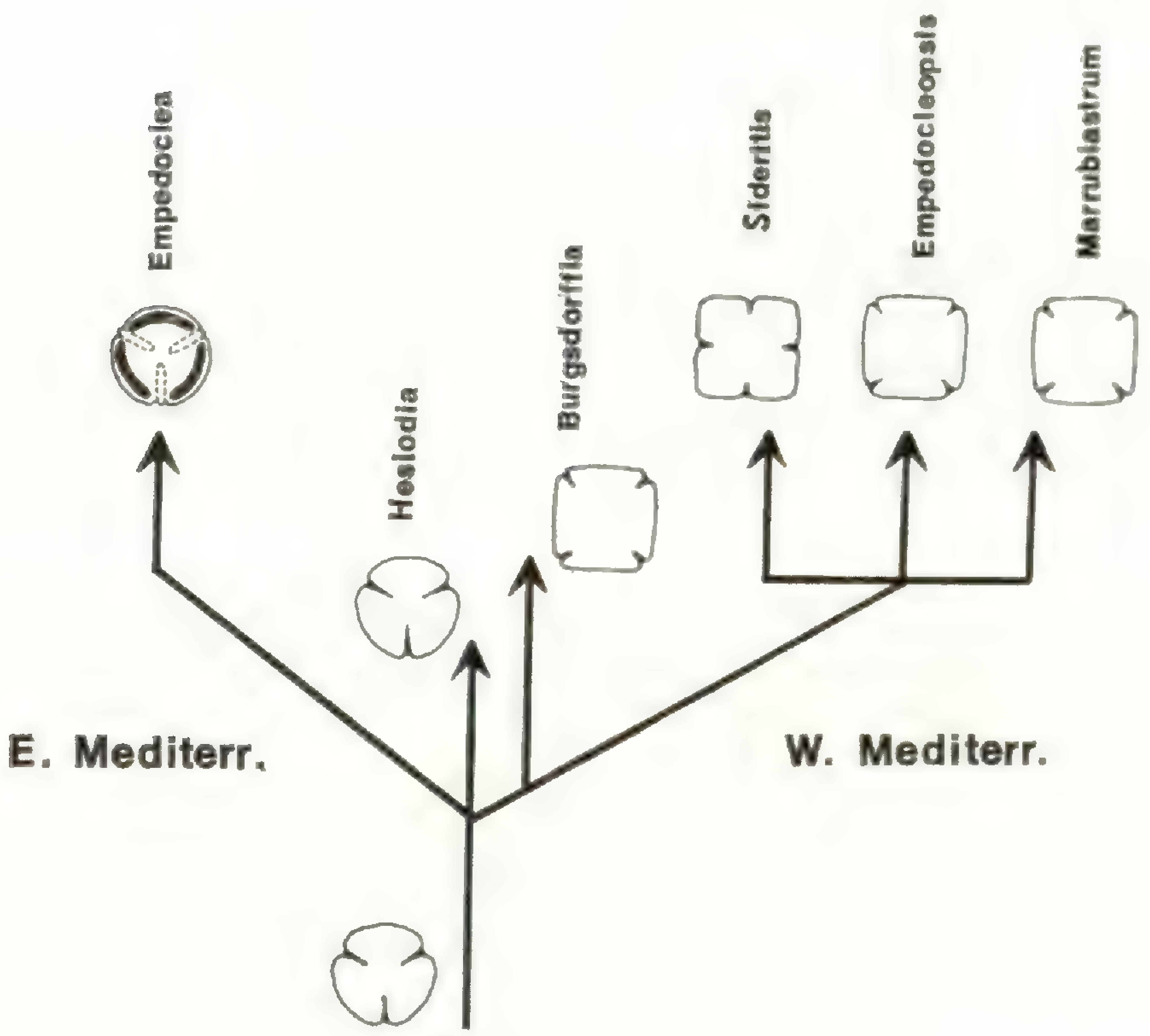


FIG. 9. — Phylogénie hypothétique des différents groupes taxonomiques du genre *Sideritis*.

3. **Conclusion**

La morphologie macroscopique et la phytogéographie, jointes à la morphologie du pollen, permettent de séparer dans le genre *Sideritis* deux principaux groupes taxonomiques, et deux seulement (fig. 9). D'un côté c'est le groupe ancien, formé par les deux sections *Hesiodia* et *Burgsdorffia* et caractérisé par un calice bilabié. De l'autre, le groupe évolué, que représentent ensemble les autres sections, dont le trait commun est un calice régulier.

D'abord, le groupe ancien. Le caractère ancien de ce groupe est hors de doute. Le faible degré de différenciation de sa corolle et de son calice, ainsi que le pollen tricolpé que possède à elle seule la section *Hesiodia*, comme les dimensions relativement faibles du pollen tétracolpé de certaines espèces de la section *Burgsdorffia*, le prouvent clairement. En particulier, la présence exclusive du pollen originel du genre dans la section *Hesiodia* confère au caractère ancien de cette section une garantie exceptionnelle, du moins du point de vue d'un palynologue.

De plus, c'est dans la section *Hesiodia* qu'on trouve la « spéciation » palynomorphologique la plus poussée dans tout le genre. En effet, des trois types de pollen que compte le genre *Sideritis*, c'est le type tricolpé qui est de loin le plus faiblement représenté (par trois espèces seulement). Il y a encore plus que cela. Malgré cette pauvreté en espèces représentatives, ce type de pollen se subdivise encore en deux formes polliniques très dis-

tinctes : le « type Montana » (*S. montana* et *S. remota*) et le « type Balansae » (*S. balansae*). Il en résulte que de toutes les espèces de ce genre, *S. balansae* est la seule qu'on puisse identifier facilement par le pollen. Ces trois espèces constituent donc, dans la section *Hesiodia*, les espèces relictuelles de deux lignées phylogéniques différentes. Le caractère isolé de leur pollen, en particulier de celui de *S. balansae*, indique sûrement que cette section est la section la plus ancienne.

D'un autre côté, la vaste répartition géographique des sections *Hesiodia* et *Burgsdorffia* — à l'encontre des autres sections — permet aussi de penser que des formes semblables à ces deux sections auraient été à l'origine de la différenciation des autres sections.

Bien que le calice fortement irrégulier de la section *Burgsdorffia* et surtout son pollen tétracolpé montrent qu'elle est plus évoluée que la section *Hesiodia*, et qu'on puisse même admettre qu'elle aurait tiré son origine à partir d'anciennes formes semblables à la section *Hesiodia*, la morphologie macroscopique dans son ensemble ne permet pas de détacher logiquement ces deux sections totalement l'une de l'autre, tant elles sont voisines, aussi bien au point de vue de l'habitus que sur le plan de la morphologie florale, comme en ce qui concerne la répartition géographique et la durée de la vie (ce sont les seules espèces annuelles du genre). Ainsi ce n'est pas sans raison que Bentham (1848) les a réunies en un même groupe et que, à ce point de vue, il a été fidèlement suivi par tous (?) les taxonomistes avant la parution de la révision de Briquet (1895).

La section *Hesiodia* semble avoir pour foyer d'origine la partie orientale du territoire actuel du genre. Car deux des trois espèces que compte cette section n'existent qu'en Orient et en Grèce. Il est donc probable que la troisième qui est très répandue dans le bassin méditerranéen ait plus ou moins une même origine.

Quant à la section *Burgsdorffia*, elle ne semble pas présenter un foyer d'origine bien défini. Un certain nombre de ses espèces se sont différenciées dans la partie orientale du bassin méditerranéen, d'autres par contre dans la partie occidentale.

Quant au groupe évolué, on peut le diviser à son tour en deux lignées phylogéniques très nettement distinctes. La première est formée par la seule section *Empedoclea*, au pollen 6-pantocolpé et dont le foyer d'origine est la partie orientale du bassin méditerranéen. La deuxième est représentée par les sections *Sideritis*, *Empedocleopsis* et *Marrubiastrum*, dont le pollen est uniformément tétracolpé et qui se sont différenciées exclusivement dans la partie occidentale du territoire du genre.

La première lignée s'apparente à la section *Hesiodia* qui partage avec elle une même origine géographique. Il n'est pas impossible que des formes anciennes semblables à cette section aient donné naissance à la section *Empedoclea* ; cependant la morphologie macroscopique n'est pas en mesure d'appuyer cette hypothèse.

Toutefois, sur le plan pollinique, les deux facteurs suivants permettent peut-être d'envisager une parenté plus ou moins proche entre la section *Empedoclea* et la section *Hesiodia*. D'abord, on note souvent chez *S. montana* et *S. remota* (pollens tricolpés) une certaine proportion de grains 6-pantocolpés qui rappellent le pollen de la section *Empedoclea*.

Ensuite, le réticulum du pollen de ces deux espèces laisse voir aussi l'existence d'une véritable potentialité de transformation en pollen pantocolpé. En effet, ce réticulum très particulier présente cinq zones plus ou moins circulaires formées de mailles beaucoup plus grandes que celles, minuscules, qui les entourent (fig. 5). Le caractère exceptionnel

de ce réticulum réside dans les deux traits essentiels suivants. D'abord, à considérer un mésocolpe (= une partie du sporoderme, qui s'étend entre deux apertures méridiennes successives) séparément (fig. 5), les mailles de son réticulum n'ont pas des étendues individuelles qui forment ensemble *une progression continue en allant du centre du mésocolpe* aux apertures. La zone centrale de ce réticulum se compose de mailles larges, jusqu'à 2,5 × 2,5 µ ; par contre, les deux zones latérales qui séparent cette zone dite centrale des apertures présentent subitement des mailles minuscules. Une rupture aussi brutale dans la progression d'étendues luminales du réticulum mésocolpial est plutôt rare (le cas général des Dicotylédones à ce point de vue peut être représenté par la figure 6). Ensuite, quand on va de l'équateur (ou plus précisément, de la zone centrale d'un mésocolpe) à un pôle (fig. 5) — ces deux zones de sporoderme étant également formées de mailles larges — on passe par une zone constituée subitement de mailles minuscules, semblables à celles qui bordent les apertures. Cette succession brutale de mailles minuscules aux autres beaucoup plus larges, en passant de l'équateur aux pôles n'est pas, elle aussi, fréquente sur le pollen réticulé des Dicotylédones.

Cependant, ce ne sont pas ces deux caractères exceptionnels du réticulum de *S. montana* et de *S. remota* qui retiennent ici notre attention, mais le fait suivant. Prenons la figure 5 et considérons la partie colpifère portée par un sommet de l'équateur triangulaire du grain supérieur que présente cette figure. On réalisera, sur cette partie colpifère, la loi suivante qui règle la mise en place des apertures sur le pollen réticulé : les apertures d'un grain de pollen réticulé ne se forment que sur les parties du réticulum où les mailles sont les plus faibles, de manière qu'elles soient bordées des deux côtés par ces mailles. (Une exception à cette loi est présentée par la famille des Bombacacées : ERDTMAN, 1952.) Or, si l'on prend maintenant, par exemple, la moitié inférieure du grain présenté par la figure 5, il devient alors évident que la zone de mailles minuscules (semblables en tous points à celles qui bordent les apertures) qui s'étend entre la zone centrale des mésocolpes et le pôle inférieur posséderait, en vertu de cette loi, une réelle potentialité colpifère. Que cette potentialité ait avorté lors de la différenciation de la section *Hesiodia*, ou qu'elle devienne effective plus tard, à une étape future de la différenciation du genre *Sideritis*, cela est difficile à affirmer. Si elle avait pu (ou pouvait) devenir effective, elle aurait donné (ou donnerait) un pollen 9-pantocolpé. (On peut avoir une idée de ce grain de pollen hypothétique en imaginant un cylindre à section triangulaire où les arêtes, au nombre de neuf, correspondent aux neuf apertures de ce grain.) Un tel grain serait certes différent, cependant voisin d'un autre qui est 6-pantocolpé (comme celui de la section *Empedoclea*), étant donné que tous les deux ne représentent que deux formes voisines d'un même phénomène, à savoir l'aperturation intégrale du sporoderme.

D'autre part, la possession exclusive par la section *Empedoclea* du pollen régulièrement 6-pantocolpé — qui est un type de pollen rare, on peut même dire très rare, dans la famille des Labiées, et même dans l'ensemble des Dicotylédones — non seulement prouve le caractère très évolué de cette section dans le genre *Sideritis*, mais lui confère aussi une position particulièrement isolée. Si l'on considère d'un autre côté la fleur au pédicelle extrêmement réduit de la même section, cette position isolée apparaît d'une façon encore beaucoup plus nette.

En présence d'un tel grain de pollen, dont l'évolution semble avoir atteint son terme — car il paraît impossible d'imaginer dans la famille des Labiées une forme pollinique quel-

conque qui puisse tirer son origine d'un pollen 6-pantocolpé — on n'a vraiment aucune difficulté à comprendre pourquoi la première lignée phylogénique du groupe évolué du genre *Sideritis* forme une impasse phylogénétique, étant donné qu'elle n'a donné naissance qu'à la seule section *Empedoclea.* Chez les Dicotylédones, on peut admettre, bien que sans preuves, le pollen 6-pantocolporé et le pollen 6-pantoporé comme deux formes polliniques dérivées du pollen 6-pantocolpé : le premier par l'acquisition d'apertures complexes, le deuxième par une réduction dans la longueur des apertures. Cependant, ces deux formes polliniques ne peuvent pas être envisagées ici, le pollen colporé et le pollen poré étant absents dans la famille des Labiées.

La deuxième lignée (= les sections *Sideritis, Empedocleopsis* et *Marrubiastrum*) s'apparente, par contre, à la section *Burgsdorffia,* tant au point de vue de la phytogenèse que sur le plan de la morphologie pollinique. Cette communauté pollinique et phytogénétique permet de penser que des formes semblables à la section *Burgsdorffia* auraient été à l'origine de cette lignée.

A l'encontre de la première lignée qui forme une impasse phylogénétique, la deuxième s'est montrée riche en capacité de différenciation puisqu'elle fut à l'origine de trois sections très nettement distinctes. Cette grande capacité de différenciation phylogénétique de la deuxième lignée semble avoir été favorisée par la discontinuité de son territoire : d'un côté l'Espagne et l'Afrique du Nord, de l'autre les îles Canaries-Madère.

C'est la discontinuité du territoire de cette lignée occidentale qui est la cause de la différenciation exclusive de la section *Sideritis* en Espagne et en Afrique du Nord. Cette section évoluée tend nettement à devenir une impasse phylogénétique comme la section *Empedoclea* dont elle est la parfaite homologue. En effet, son pollen montre très nettement une tendance curieuse à transformer radicalement son équateur au stade de microspores libres (p. 5). Cette transformation vraisemblablement unique parmi les Dicotylédones confère à cette section une position particulièrement isolée dans le genre *Sideritis.* A cet indice évolutif on peut mettre en parallèle la différenciation très poussée de la bractée de cette section. En effet, cette bractée, si elle est embrassante comme celle de la section *Empedoclea,* paraît avoir une différenciation beaucoup plus poussée étant donné qu'elle diffère de la feuille beaucoup plus que ne le fait celle de la section *Empedoclea.*

La discontinuité du territoire de cette lignée phylogénique occidentale permet également de comprendre la présence exclusive, aux îles Canaries-Madère, des deux sections *Empedocleopsis* et *Marrubiastrum.* La deuxième section est sans doute une section particulière, surtout en ce qui concerne sa bractée. Cependant, c'est la première qui retient ici notre attention. Cette section, au premier abord, rappelle inévitablement la section *Empedoclea,* ce qui explique pourquoi *S. gomeraea* et *S. nutans* ont été classées dans cette dernière. Si l'on admettait ce classement qui n'est pas totalement dépourvu de fondement, l'aire géographique de la section *Empedoclea* (qui est essentiellement est-méditerranéenne) couvrirait alors presque tout le territoire du genre, s'étendant ainsi de l'Asie mineure aux îles Canaries-Madère. (Une telle aire géographique est-elle concevable pour une section « jeune » ?) Dans ce cas on expliquerait que la divergence de la fleur de ces deux espèces vis-à-vis des espèces authentiques de la section *Empedoclea* serait due probablement à la position extrême de leur foyer d'origine (= île Gomera) par rapport à l'aire géographique ainsi délimitée de la section.

Cependant, en réalité *S. gomeraea* et *S. nutans* n'appartiennent pas à la section *Empedoclea*. Leur fleur, leur position géographique et surtout leur pollen le prouvent clairement. Ainsi la différenciation d'espèces à la bractée entière et embrassante — semblable en tous points à la bractée de la section *Empedoclea* — dans l'île Gomera est certainement la manifestation d'une évolution parallèle. Par conséquent, cette bractée ne peut pas constituer un indice rassurant, encore moins une preuve, en faveur d'une existence réelle d'affinité étroite entre la section *Empedocleopsis* et la section *Empedoclea*. Et, du même coup, on voit combien est sûr le critère d'affinité que représente le pollen dans ce cas.

* * *

Le cas de la différenciation du genre *Sideritis* est un cas exceptionnel. Ses six groupes taxonomiques, qui ont dans notre système des rangs de sections, sont curieusement homogènes, à plusieurs points de vue [1] : morphologie macroscopique, morphologie pollinique, durée de la vie (plantes annuelles, plantes vivaces), répartition géographique, etc. Ils sont donc des groupes naturels. C'est cette homogénéité particulière qui nous a amené à croire que les espèces qui n'ont pu être étudiées faute d'un matériel authentique (le cas par exemple de *S. cabrerae*) doivent avoir un même pollen que celles qui appartiennent aux mêmes sections qu'elles.

Cette homogénéité est d'autant plus frappante que, malgré une différenciation morphologique très poussée — quelque 130 espèces, 6 sections — aucune de ces espèces ne trouve à l'heure actuelle une classification non satisfaisante, et aucune de ces sections n'a une démarcation qui laisse à désirer.

Pour un palynotaxonomiste cette homogénéité est encore plus curieuse. En effet, en dépit d'une différenciation palynomorphologique poussée — trois types de pollen parfaitement distincts — aucune section taxonomique n'a plus d'un type de pollen. Une section si nombreuse en espèces et si diversifiée en foyers d'origine, mais gardant pourtant un même type de pollen qui est de surcroît hautement dérivé, comme la section *Empedoclea*, est tout simplement étonnante. (Dans une section taxonomique nombreuse en espèces, un type de pollen dérivé a beaucoup de chances de n'être pas le seul type de pollen dans cette section.) Le genre *Sideritis* est donc à l'antipode de plusieurs autres genres où certains groupes infragénériques naturels possèdent plus d'un type de pollen. Le genre *Anemone* (Huynh, 1970*a* : les sections *Rivularidium* et *Pulsatilloides*, et surtout la série *Oriba*), le genre *Hepatica* (Huynh, *id. op.* : la série *Angulosa*), le genre *Pulsatilla* (Huynh, 1969*b* : la section *Preonanthus* et la sous-section *Albanae*), le genre *Tropaeolum* (Huynh, 1968*c* : la section *Serrato-ciliata*), le genre *Oxalis* (Huynh, 1969*a* : les sections *Thamnoxys* et *Sagittatae*), le genre *Utricularia* (Huynh, 1968*b* : la section *Orchidioides*), etc. sont typiques sous ce rapport. On peut vraisemblablement expliquer le cas exceptionnel du genre *Sideritis* par le fait que ce genre relève d'une famille considérée plus ou moins comme « jeune » : le processus de différenciation morphologique n'aurait pas encore eu le temps d'affecter les caractères microscopiques — dont le pollen — à l'intérieur de chacun de ses groupes taxonomiques.

1. Excepté les nombre de base de chromosomes (voir par exemple J. Gomez Garcia, 1970. *C. r. Acad. Sci., Paris*, 270 : 3044-3046).

Là-dessus se pose inévitablement le problème de la fragmentation du genre *Sideritis* en des genres distincts. En effet, étant donné que dans la famille « jeune » des Labiées les genres naturels présentent invariablement chacun un seul type de pollen, le fait que chez le genre *Sideritis* chacune des sections taxonomiques (qui sont d'ailleurs très bien délimitées les unes par rapport aux autres) montre aussi un seul type de pollen n'indique-t-il pas que ces sections seraient en réalité des genres séparés ? A ce point de vue, la section *Empedoclea* a certainement une très haute valeur significative. C'est le seul groupe taxonomique, dans la famille des Labiées, qui possède uniformément et régulièrement, le pollen 6-pantocolpé.

Il est certain que considérer un groupe taxonomique naturel comme un sous-groupe d'un genre donné, ou comme un genre distinct mais proche de ce dernier, demeure toujours une question d'opinion. Certes, les six sections du genre *Sideritis* n'ont pas uniformément le même degré de différenciation. Ainsi, si les sections *Sideritis*, *Empedoclea* et *Marrubiastrum* apparaissent comme des groupes majeurs, la section *Empedocleopsis* semble devoir être incluse dans la section *Empedoclea* où elle formerait alors un sous-groupe, l'autre sous-groupe étant l'authentique groupe *Empedoclea* lui-même. De même, les sections *Hesiodia* et *Burgsdorffia* semblent devoir constituer un seul groupe majeur, correspondant à la section *Hesiodia* non modifiée de Bentham (1848). En somme, sur le plan de la morphologie macroscopique, si le genre *Sideritis* devait être fragmenté en de petits genres ayant des degrés de différenciation plus ou moins équivalents, c'est le schéma de subdivision de Bentham qui devrait être adopté. Cependant, pour arriver à des genres vraiment naturels, les petits groupes *Hesiodia*, *Burgsdorffia* et *Empedocleopsis* devraient alors être considérés également comme des genres distincts.

A ce point de vue, il est peut-être utile de relever ici une contradiction frappante dans le processus évolutif, considéré dans son ensemble, de l'actuel genre *Sideritis*. La fleur de ce genre montre, en effet, une évolution progressive en allant de la section *Hesiodia* à la section *Marrubiastrum*, en passant progressivement par les sections *Burgsdorffia*, *Sideritis*, *Empedoclea* et *Empedocleopsis*. Son appareil végétatif laisse voir, par contre, un processus totalement opposé : on progresse ainsi de la section *Marrubiastrum* (port frutescent) aux sections *Empedocleopsis*, *Empedoclea* et *Sideritis* (port suffrutescent), puis aux sections *Burgsdorffia* et *Hesiodia* (port herbacé, plantes annuelles). Certes, l'évolution n'affecte pas tous les caractères d'un groupe taxonomique naturel en même temps et à un même degré. Il en résulte un certain décalage, d'ailleurs compréhensible, entre les degrés d'évolution qu'ils présentent respectivement à un moment donné de l'existence de ce groupe. Cependant, étant donné que le genre, qui est l'unité taxonomique la plus importante, doit être conçu comme un groupe naturel et par conséquent homogène (grosso modo), il paraît difficile d'admettre, dans l'état actuel de la science taxonomique, une contradiction analogue à celle qui vient d'être signalée chez l'actuel genre *Sideritis*, entre le processus évolutif de son appareil reproducteur et celui de son appareil végétatif. Cette contradiction ne disparaît qu'avec la séparation totale et définitive des six groupes taxonomiques qui forment actuellement ce genre.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bentham, G., 1848. — Labiatae. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis (de Candolle). Pars 12. Paris.

Boissier, E., 1879. — Flora orientalis. Vol. 4. Genève.

Bolle, C., 1860. — Addenda ad Floram Atlantidis, praecipue insularum Canariensium Gorgadumque. *Bonplandia*, **8** : 279-287.

Bornmüller, J., 1900. — Ein neuer, bisher verkannter Bürger der europäischen Flora. *Oesterr. bot. Zeitschr.* : 1-5.

— 1902. — Ueber die weitere Verbreitung von *Sideritis curvidens* Stapf. *Mitt. Thür. Bot. Vereins*, ser. nov., **16** : 122-123.

— 1923. — Zur Gattung *Sideritis* (Leucophaë) der Flora Makaronesiens. *Feddes Repert.*, **19** : 271-281.

— 1932. — Neue und kritische *Sideritis*-Arten (Sectio Empedoclea) der vorderasiatischen Flora. *Magyar bot. Lap.*, **31** : 127-143.

Brewbaker, J. L., 1967. — The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the Angiosperms. *Amer. J. Bot.*, **54** : 1069-1083.

Briquet, J., 1895. — Labiatae. Die natürlichen Pflanzenfamilien (A. Engler & K. Prantl), IV, 3a. Leipzig.

— 1898. — Observations sur quelques Labiées intéressantes ou nouvelles principalement de l'Herbier Delessert. *Ann. Cons. Jard. bot. Genève*, **2** : 102-251.

Ceballos, L., et F. Ortuño, 1947. — Notas sobre Flora Canariense. *Inst. forest. Invest. Exper.*, n° 33.

Davis, P. H., 1949. — Additamenta ad Floram Anatoliae, I. *Kew Bull.* : 393-426.

— 1951. — Additamenta ad Floram Anatoliae, II. *Id.* : 63-121.

Doumergue, F., 1918. — Sur quelques plantes rares, nouvelles ou peu connues du département d'Oran. *Bull. trimestr. Soc. Géogr. Arch. Oran*, **38** : 175-194.

El-Gazzar, A., et L. Watson, 1968. — Labiatae : Taxonomy and susceptibility to *Puccinia menthae* Pers. *New Phytologist*, **67** : 739-743.

Emberger, L., et R. Maire, 1941. — Catalogue des plantes du Maroc. Vol. 4. Alger.

Emboden, W. A., 1964. — Pollen morphology of the genus *Salvia*, section Audibertia. *Pollen et Spores*, **6** : 527-536.

Erdtman, G., 1952. — Pollen morphology and plant taxonomy, Angiosperms. Stockholm & Waltham, Mass.

Font Quer, P., 1930. — De Flora occidentale adnotationes. *Cavanillesia*, **3** : 57-62.

Halacsy, E., 1902. — Conspectus Florae Graecae. Vol. 2. Leipzig.

Henderson, D. M., H. Prentice et I. C. Hedge, 1968. — Pollen morphology of *Salvia* and some related genera. *Grana palynol.*, **8** : 70-82.

Huynh, K.-L., 1968*a*. — Étude de l'arrangement du pollen dans la tétrade chez les Angiospermes sur la base de données cytologiques. *Bull. Soc. bot. suisse*, **78** : 151-191.

— 1968*b*. — Étude de la morphologie du pollen du genre *Utricularia* L. *Pollen et Spores*, **10** : 11-55.

— 1968*c*. — Morphologie du pollen des Tropaeolacées et des Balsaminacées. *Grana palynol.*, **8** : 88-184 et 277-516.

— 1969*a*. — Étude du pollen des Oxalidaceae. *Bot. Jb.*, **89** : 272-334.

— 1969*b*. — Le pollen et la systématique du genre *Pulsatilla*. *Id.* : 584-607.

— 1969*c*. — Étude de l'arrangement du pollen dans la tétrade chez les Angiospermes sur la base de données cytologiques. II. Variation dans le nombre d'apertures. *Bull. Soc. bot. suisse*, **79** : 354-364.

— 1970*a*. — Le pollen du genre *Anemone* et du genre *Hepatica* (Ranunculaceae) et leur taxonomie. *Pollen et Spores*, **12** (*sous presse*).

— 1970*b*. — Le pollen et la systématique chez le genre *Lysimachia* (Primulaceae), I. *Candollea*, **25** (*sous presse*).

— 1971. — Le pollen et la systématique chez le genre *Lysimachia* (Primulaceae), II. *Id.*, **26** (*sous presse*).

Leitner, J., 1942. — Ein Beitrag zur Kenntnis der Pollenkörner der Labiatae. *Oesterr. bot. Zeitschr.*, **91** : 29-40.

Lems, K., 1960. — Floristic botany of the Canary Islands. *Sarracenia*, **5** : 1-94.

Lid, J., 1967. — Contributions to the flora of the Canary Islands. *Skrift. Norske Vid.-Akad. Oslo, Mat.-Nat.*, ser. nov., **23** : 1-212.

Linné, C., 1800. — Species plantarum. 2e édit. (C. L. Willdenow), Berlin, tome 3.

Pitard, J., et L. Proust, 1908. — Les Iles Canaries — Flore de l'Archipel. Paris.

Post, G. E., 1893. — Plantae Postianae, fasc. 4. *Bull. Herb. Boissier*, **1** : 15-32.

— 1896. — Flora of Syria, Palestine, and Sinaï. Beyrouth.

Risch, C., 1940. — Die Pollenkörner der in Deutschland vorkommenden Labiaten. *Verhandl. Bot. Vereins Brand.*, **80** : 21-36.

— 1956. — Die Pollenkörner der Labiaten. *Willdenowia*, **1** : 617-641.

Sennen, Frère, 1911. — Plantes d'Espagne : notes et diagnoses. *Bull. Géogr. bot.*, **21** : 101-138.

Sorsa, P., 1966. — Pollen morphological studies in the genus *Thymus* L. (Labiatae). *Ann. bot. Fenn.*, **3** : 140-146.

Stafleu, F. A., 1967. — Taxonomic literature. Utrecht.

Stainier, F., D. Huard et F. Bronckers, 1967. — Technique de coloration spécifique de l'exine des microspores jeunes groupées en tétrades. *Pollen et Spores*, **9** : 367-370.

Sventenius, E. R., 1960. — Additamentum ad Floram Canariensem (Inst. Nac. Inv. Agron., Madrid). Madrid.

Takhtajan, A., 1959. — Die Evolution der Angiospermen. Jena.

Tournefort, J. P., 1719. — Institutiones rei herbariae, 3e édit. (A. de Jussieu). Paris.

Waterman, A. H., 1960. — Pollen grain studies of the Labiatae of Michigan. *Webbia*, **15** : 399-415.

Willkomm, M., et J. Lange, 1870. — Prodromus Florae Hispanicae. Vol. 2. Stuttgart.

Wunderlich, R., 1967. — Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gliederung der Labiaten auf Grund der Pollenkörner, der Samenentwicklung und des reifen Samens. *Oesterr. bot. Zeitschr.*, **114** : 383-483.

Liste des taxa

Acrotome Bth.
Empedoclia Raf.
Leucophae Webb
dasygnaphala Webb
soluta Webb
stricta Webb
Marrubium L.
Sideritis L.
sect. Burgsdorffia (Moench) Briq.
sect. Empedoclea (Raf.) Bth.
sect. Empedocleopsis Huynh sect. nov.
sect. Sideritis
sect. Hesiodia (Moench) Bth.
sect. Marrubiastrum (Moench) Bth.
aculeta (Bubani) Font Quer
ambigua Fenzl
angustifolia Lmk.
angustini Senn. & Pau
arborescens Salzm.
argosphacelus (Webb) Bornm.
argyrea Davis
armeniaca Bornm.
balansae Boiss.
bilgeriana Davis
bourgaei Boiss. mss.
brevibracteata Davis
brevidens Davis
briquetiana Font Quer & Pau
cabrerae Ceb. & Ort.
canariensis L.
candicans Ait.
catalaunica Senn. & Pau
cavanillesii Lag.
chlorostegia Juz.
cilicica Boiss. & Bal.
condensata Boiss. & Heldr.
condensata Boiss. & Heldr. var. subremota Davis
congesta Davis & Hub.-Mor.
cossoniana Ball.
cretica Boiss.
curvidens Stapf
cypria Post
dasygnaphala (Webb)...
endressii Willk.
erythrantha Boiss. & Heldr.
euboea Heldr.
funkiana Willk.
galatica Bornm.
germanicopolitana Bornm.
germanicopolitana Bornm. ssp. viridis (Hausskn.) Bornm.
glacialis Boiss.
glandulifera Post
glauca Cav.
gomeraea Bolle
gracilis Barbey
grandiflora Salzm.
guyoniana Boiss. et Reut.
hirsuta L.
hispida Davis
hololeuca Boiss. & Heldr.
hyssopifolia L.
ilicifolia Willd.
ilorcitana Senn.
incana L.
kurdica Bornm.
lacaitae Font Quer
lagascana Willk.
lanata L.
lasiantha Pers.
leptoclada Schwarz & Davis
leucantha Cav.
libanotica Labill.
libanotica Labill. ssp. linearis (Bth.) Bornm.
libanotica Labill. ssp. violascens (Davis) Davis
linearifolia Lag.
lurida Gay
lycia Boiss. & Heldr.
macrostachys Poir.
maireana Font Quer
marcellii Elias & Senn.
mariae Senn.
marschalliana Juz.
massoniana Bth.
montana L.
montana L. var. comosa Boiss.
montana L. var. cryptantha Boiss.
montana L. var. montana.
montana L. var. villosa Freyn
nusairiensis Post
nutans Svent.
ochroleuca De Noé

ovata Cav.
perfoliata L.
peyeri Timb.
pungens Bth.
purpurea Talb.
remota Urv.
romana L.
scardica Griseb.
scordioides L.
sicula Ucria
sipylea Boiss.
soluta (Webb)...
spinosa Lmk.
stachyoides Willk.
stricta Boiss. & Heldr.
stricta (Webb)...
subatlantica Doum.
syriaca L.
taurica M. B.
theezans Boiss. & Heldr.
trojana Bornm.
villosa Coss.
violascens Davis
Thuspeinanta Dur.

Manuscrit déposé le 18 janvier 1972.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 45, mai-juin 1972,
Botanique 1 : 1-28.

Achevé d'imprimer le 30 décembre 1972.

IMPRIMERIE NATIONALE
2 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

MISSOURI BOTANICAL
MAR 28 1973
GARDEN LIBRARY

botanique

2

N° 46

MAI - JUIN 1972

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr. M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin,* 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements :

Abonnement Général : France, 260 F ; Étranger, 286 F.

Zoologie : France, 200 F ; Étranger, 220 F.

Sciences de la Terre : France, 50 F ; Étranger, 55 F.

Sciences de l'Homme : France, 45 F ; Étranger, 50 F.

Botanique : France, 40 F ; Étranger, 44 F.

Sciences Physico-Chimique : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 46, mai-juin 1972, Botanique 2

Contribution à l'étude de quelques feuilles de Monocotylédones

par Dauphine Ravololomaniraka *

Résumé. — Les feuilles des Monocotylédones étudiées croissent à partir du fonctionnement de trois apex foliaires superposés, initiés dans l'assise sous-épidermique, et de méristèmes intercalaires. Leur partie unifaciale est uniquement le résultat de l'activité de l'apex dorsal à laquelle s'ajoute éventuellement l'action d'un méristème intercalaire. L'apex ventral peut n'avoir qu'un fonctionnement limité, aboutissant à former un soubassement ligulaire, ou à créer une ligule bien développée. Ces observations conduisent à une discussion des interprétations avancées au sujet des feuilles unifaciales des Monocotylédones.

Abstract. — Among Monocotyledons, the investigated leaves originate in the derivatives of three superposed growth centers, initiated from the subepidermal layer, and some intercalary meristems. The abaxial apex with, on occasion, the assistance of an intercalary meristem, produces the unifacial part. The adaxial apex is able to give rise to a protrusion, the ligule, or its process of cell division is soon suspended and results in the formation of a ligular buttress. These new data lead to debate the interpretations of the unifacial monocotyledonous leaves.

SOMMAIRE

Historique 32

Matériel et techniques........ 35

Liste d'échantillons frais 35

Liste d'échantillons d'herbier 35

Les feuilles ensiformes........ 37

I. Étude du genre *Iris*........ 37

1. *Iris varbossania* Maly........ 37
2. Autres espèces d'*Iris*........ 42

II. *Gladiolus* sp........ 43

III. *Cladium flexuosum* Clarke........ 44

IV. *Xyris* 46

1. *Xyris decipiens* N.E. Br. 46
2. Autres espèces de *Xyris*........ 47

* *Laboratoire de Botanique tropicale, 1, rue Guy-de-la-Brosse, 75005 Paris.*

V. *Anarthria laevis* R. Br. 47
VI. *Conostylis petrophiloides* F. Muell. 48
VII. *Tetroncium magellanicum* Willd. (Juncaginacées) 48
VIII. *Dianella* sp. 48
1. *Dianella intermedia* Endl. 48
2. *Dianella ensifolia* (L.) D.C. et *Dianella revoluta* R. Brown 49
IX. Conclusions sur les feuilles ensiformes 49
1. Existence de deux catégories de feuilles 49
2. Développement des feuilles ensiformes 49
3. Existence de trois massifs méristématiques à l'origine de la feuille 50

Les feuilles cylindriques 51
I. Le genre *Allium* 51
1. *Allium cepa* L. 51
2. *Allium porrum* L. 53
3. Autres espèces d'*Allium* 54
4. Conclusions sur le genre *Allium* 55
II. *Juncus obtusiflorus* Ehrh. 55

Les feuilles terminées par un apex court 57
I. *Hyacinthus orientalis* L. 57
Formation des feuilles 57
II. *Sanseverinia* sp. 58
III. *Crocus nudiflorus* Sm. 59
IV. Conclusions sur les feuilles à apex court 60

Conclusions générales 61

Références bibliographiques 66

Les feuilles des Monocotylédones ont été l'objet de nombreuses interprétations et les résultats anciens, comme ceux de Trécul (1853), ont été récemment remis en question par des travaux sur la diplophyllie et la peltation des phyllomes végétatifs. Il nous a, cependant, paru que certaines de ces interprétations ne s'appuyaient pas sur une étude assez précise de l'ontogénie et du développement de ces feuilles. Aussi notre travail a-t-il consisté :

— à suivre le développement de telles feuilles depuis les premiers stades jusqu'au stade adulte ;

— à voir si les hypothèses apportées par nos devanciers sont applicables aux résultats de ces observations.

Cet article constitue le résumé partiel d'une thèse de Troisième Cycle [1], effectuée au Laboratoire de Botanique tropicale de Paris, sous la direction de M. le Pr. Schnell. Qu'il trouve ici, l'expression de notre gratitude. Nous remercions M. le Pr. A. Eichhorn d'avoir accepté de présider notre thèse et M. le Pr. G. Mangenot qui a bien voulu participer à notre jury. Nous adressons nos remerciements à G. Cusset, Maître-Assistant, pour ses conseils et ses utiles suggestions. Nous ne saurions oublier l'aide apportée par Mlle Duredon et Mme Ganille pour la réalisation matérielle.

M. le Pr. Leroy nous a donné la possibilité de publier cet article ; nous l'en remercions très respectueusement.

1. Thèse soutenue le 14 mai 1970.

HISTORIQUE

L'interprétation des feuilles unifaciales des Monocotylédones a donné lieu à des discussions qui ont porté sur leur valeur morphologique et sur l'explication de leur structure. De nombreuses théories furent successivement avancées.

La plus ancienne, et la plus généralement admise, est celle de la « soudure ». La majorité des espèces d'*Iris* ont des feuilles ensiformes. Cette singulière forme est caractérisée par un plan foliaire dirigé d'avant en arrière, le rendant ainsi vertical. La définition linnéenne « ensiforme (folium) est anceps, a basi versus apicem adtenuatum » a été précisée par des auteurs modernes, notamment Bischof, qui ajoute que : « la feuille ensiforme (Schwertförmig) regarde la tige par son bord antérieur, montre toujours, sur sa coupe transversale, un plus fort diamètre dans son milieu et s'amincit ensuite fortement des deux côtés vers le bord ».

L'explication la plus ancienne de cette anomalie est due à de Candolle ; elle est résumée par Auguste de Saint-Hilaire (1840) dans les lignes suivantes : « la feuille ensiforme, qui a la forme d'un glaive et ses bords parallèles à la tige, est canaliculée à sa base ; puis ses deux moitiés se rapprochent, et enfin elles se soudent par leur surface supérieure : alors, comme l'a remarqué M. Naudin, le bord supérieur se trouve formé par les deux bords réunis, le bord inférieur est le milieu du dos et, par conséquent, les deux faces larges sont chacune l'une des moitiés de la surface inférieure ». En 1842, Flourens proclamait la théorie de « la soudure habituelle » comme une des plus belles découvertes de de Candolle.

Une adaptation plus récente de cette opinion a été donnée par Chodat et Balicka-Iwanowska (1892) : « la feuille des Iridées repliée selon la nervure médiane, applique ses deux moitiés l'une contre l'autre, de manière à ne plus laisser voir à l'extérieur que sa face inférieure »... « Quoique la concrescence des deux feuillets de la feuille soit congénitale, nous considérerons ce phénomène dans la suite, pour plus de simplicité dans les expressions, comme résultant de la parallélisation et de la soudure des deux moitiés de la feuille. »

Cette opinion de la soudure congénitale des deux moitiés du limbe par leur face supérieure a également été soutenue par Massart (1894) et Celakovsky (1903). Plus récemment, Velenovsky (1905-1910) admet la soudure pour la plupart des feuilles ensiformes, notamment pour les *Iris*, et s'appuie surtout sur les intermédiaires que présente ce genre entre les feuilles ensiformes caractéristiques de certaines espèces et les feuilles bifaciales rencontrées chez d'autres (cas du *Phormium* et du *Dianella*). Il est à remarquer que ces auteurs ont borné leurs recherches au limbe de la feuille adulte.

Guédès (1965) explique la feuille unifaciale des Monocotylédones par le même processus : « le processus qui n'intervient ici qu'en haut du carpelle ou dans le mucron terminal de la Tulipe ou de la Jacinthe se produit sur toute la hauteur du phyllome. La feuille peut alors être creuse ou la cavité peut disparaître par union des lames antérieure et posté-

rieure. La feuille unifaciale peut par ailleurs être cylindrique (et éventuellement creuse) ou plate (et pleine) ». Metcalfe (1969), à propos de la feuille de certaines Cypéracées et à partir de l'étude en coupe transversale de la feuille adulte, retient lui aussi cette hypothèse de la soudure pour expliquer les structures « isobilatérales et pseudodorsiventrales ».

Cependant, quelques voix discordantes s'étaient fait entendre. En effet, dès 1815, Mirbel relevait : « Cet état d'adhérence a été appelé soudure, expression figurée que quelques botanistes n'ont pas craint d'employer au sens propre. »

Trécul, en 1853, à la suite de ses observations sur la formation première et le développement de la feuille de *Carex riparia* et d'*Iris germanica* a contesté la soudure : « Il n'y a point ici de soudure, la feuille naît telle que nous la connaissons. » En 1880, il confirme cette opinion, sur des coupes transversales d'*Iris* et déduit qu'« à la place de la nervure médiane n'est pas le plus gros faisceau, ni le premier né : il y a là, au contraire, un ou deux des plus petits ». Cet auteur entendait par « nervure médiane » la ligne de crête des deux faces latérales de la feuille. Il décrit, la même année, la formation de la gaine en bourrelet, duquel émerge un limbe plein dès sa formation et affirme d'ores et déjà que « la gaine précède la lame » dès le plus jeune âge de la feuille d'*Iris*. Goebel, en 1883, notait de même l'existence d'une ébauche engainante et l'apparition d'un deuxième point végétatif dont proviendra le limbe. Ross (1893), Baillon (1894) et Deinega (1898) adoptent cette manière de voir.

En 1892, Duchartre n'est pas non plus favorable à l'idée de concrescence congénitale, émise par G. Balicka-Iwanowska et Chodat la même année : « la conclusion générale qui me semble découler des observations rapportées dans ce travail est qu'on doit abandonner la théorie... (selon laquelle) le limbe vertical de ces feuilles résulte du ploiement sur la ligne médiane d'un limbe horizontal ». Plus tard, Chodat, en 1920, revient sur son opinion de 1892 et admet que « l'on sait... depuis longtemps que le limbe de la feuille des Iris naît sur le dos de la gaine primordiale à la façon d'un appendice orienté transversalement par rapport à la gaine : le vrai sommet de la feuille est donc en C... le limbe paraît alors constitué par les deux moitiés repliées de la gaine ».

Une autre théorie a été proposée par Van Tieghem, mais elle n'a pas eu beaucoup d'adeptes. En effet, en 1891, bien qu'il fût l'un des défenseurs de l'existence de concrescence congénitale, notamment entre pièces florales, cet auteur reconnaît : « ailleurs, c'est au contraire le limbe qui avorte, pendant que les stipules ou la gaine, comme dans les Iridées (*Iris*), prennent un grand développement. » Pour Van Tieghem donc, les longues feuilles des Iris ne sont autre chose qu'un prolongement de la gaine foliaire et manquent absolument de « limbe », malgré toute leur manière d'être.

Depuis 1918, Arber s'est fait le champion de l'interprétation phyllodienne des feuilles de Monocotylédones. Elle considère le limbe apparent des Monocotylédones comme un phyllode de pétiole et éventuellement de pétiole et de gaine, en donnant de nombreux exemples de feuilles ensiformes (d'Iridacées) et semi-ensiformes (de Liliacées, d'Amaryllidacées, de Dioscoréacées et d'Hydrocharitacées).

Dans le cas des feuilles ensiformes, elle n'est pas favorable à la notion de concrescence congénitale et écrit, en 1921 : « the equitant leaf which characterizes the Irises... did not arise by congenital concrescence, but it best regarded as a petiolar phyllode » (p. 305) et plus loin : « the ontogeny thus yields no evidence at all for congenital concrescence. The same is true of the seedling structure ». Elle compare ainsi la feuille d'Iridées

au phyllode vertical d'*Acacia* dont elle diffère par la possession d'une « sheathing-base ». Ce qui entraîne la non existence de la « lame » : « the leaf of the Iridaceae has no true lamina, but represents, in every case, either a petiole and leaf base, or a leaf-base alone » (p. 302). ARBER a étendu cette théorie aux feuilles de Monocotylédones à extrémité cylindrique et considère ces « leaf-tips » comme un vestige de pétiole constituant un court apex cylindrique, le reste de la feuille étant formé presque exclusivement de la gaine, équivalent de la « leaf-base ».

L'état du problème a été renouvelé, plus récemment, à la suite des travaux de TROLL (1932) sur les feuilles peltées, idées reprises par l'école de BAUM et de LEINFELLNER depuis 1949.

En ce qui concerne les feuilles ou phyllomes végétatifs, TROLL considère que « la diplophyllie et la peltation sont étroitement liées » et que « la peltation s'accompagne comme la diplophyllie de l'unifacialité du pétiole ». Inversement, il admet que cette unifacialité correspond à un état « diplophylle-pelté », même lorsque rien ne le traduit en morphologie externe. Par ailleurs, il accorde une importance particulière à la « Querzone », méristème ventral d'origine épidermique, donnant selon lui naissance à la « stipule médiane » ou à la pointe terminale unifaciale en réunissant les deux marges de la gaine ou du limbe. Comme l'écrit GUÉDÈS (1967), adepte de cette théorie, « les marges poussent unies », ce qu'il qualifie de reploiement congénital (1965).

Cette opinion de TROLL a fait l'objet en Allemagne d'une vive controverse, entre TROLL et son élève MEYER d'une part, et THIELKE et ROTH, d'autre part. Pour ces dernières, il n'existe aucun reploiement, même congénital, car l'ontogénie n'en montre aucune trace et il convient de suivre l'opinion de GOEBEL, et donc celle de TRÉCUL, en l'étendant et en la complétant.

Par ailleurs, de nombreuses feuilles de Monocotylédones ont un « limbe » terminé par un capuchon ou apex massif, quelquefois de longueur considérable, mais quelquefois aussi si court qu'il échappe à l'attention générale. Divers auteurs ont étudié la valeur biologique de ces « leaf-tips » pour emprunter le terme d'ARBER (1920) en liaison avec les « drip-tips » (JUNGER J. R., 1891), l'expulsion d'eau (VOLKENS, 1883), ou la protection des bourgeons (GOEBEL K., 1901 et 1905).

VELENOVSKY (1907) a fait remarquer que cette forme d'apex est fréquente chez les Monocotylédones mais très rare chez les Dicotylédones et qu'elle est associée de manière caractéristique à un type « simple » de feuille, c'est-à-dire non différenciée en « gaine » et « limbe » et sans ligule. Il n'explique pas ces faits.

ROTH, en 1949, établit un parallélisme entre *Sansevieria ceylanica* et *S. cylindrica* par comparaison avec *Allium porrum* et *A. cepa* : « Die Primordien von *S. ceylanica* und *S. cylindrica* sind wiederum wie die von *Allium porrum* und *cepa* völlig gleichgestaltet, nur in der Verteilung der weiteren Wachstums zonen unterscheiden sie sich und verhalten sich hierin zueinander wie *porrum* zu *cepa*. Interessant ist, dass auch die Niederblätter der beiden Arten gleichgestaltet sind, und zwar nicht wie bei *Allium* in der Hauptsache dem übergipfelnden sondern — wie im Falle von *Iris* — dem scheidigen Teile der *S. cylindrica* entsprechen, also einfache Kaputzenblätter mit einer übergipfelnden Vorläuferspitzen darstellen » (p. 326).

Pour TROLL (1955), enfin, le sommet cylindrique de *Sansevieria* correspond au « Vorläuferspitze » des « Blätter mit unifazialen Vorläuferspitze », mais il ne donne pas d'autres indications sur le développement de la feuille.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Nous avons eu à notre disposition du matériel frais et du matériel d'herbier.

Le premier provient en majorité du Jardin des Plantes de Paris ; d'autres plantes furent cultivées au laboratoire, à partir de bulbes.

Le second provient de l'Herbier du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Liste d'échantillons frais

Iris germanica L., *I. pabularia* Naud., *I. setosa* Pall., *I. sarbossania* Maly, *I. spuria* L., *I. chamaeiris* Bertol., *I. ochroleuca* L., *I. acoroides* Spach, *I. pallida* Lam., *I.* sp. (variétés horticoles *Aymaras* et *Tam-tam*) ; *Gladiolus* sp., *Allium cepa* L., *A. cernuum* Roth., *A. obliquum* L., *A. nutans* L., *A. odorum* L., *A. decipiens* Fisch., *A. montanum* Schmidt, *A. paniculatum* L., *A. porrum* L., *A. ampeloprasum* L., *Juncus obtusiflorus* Ehrh., *Hyacinthus romanus* L., *H. orientalis* L., *H. azurea* Chouard, *Sanseverinia* sp., *Crocus nudiflorus* (Sm.) Engl., *C. aureus* Sibth., *C. olivieri* J. Gay.

Liste d'échantillons d'herbier

Xyris decipiens N. E. Brown, *X. anceps* Lam., *X. imitatrix* Malme, *Anarthria laevis* R. Br., *Tetroncium magellanicum* Willd., *Conostylis petrophiloides* F. Muell., *Cladium flexuosum* Clarke, *Dianella intermedia* Endl., *D. revoluta* R. Brown, *D. ensifolia* (L.) Dc.

Les échantillons frais furent fixés directement au F.A.A., puis conservés dans l'alcool à 50°. Ceux d'herbier furent regonflés de deux façons, soit dans l'eau chaude dans laquelle nous avons ajouté 1 % de soude caustique, soit par la méthode de restauration indiquée par Venning ; celle-ci consiste à tremper les échantillons dans de l'eau à 60° C (c'est-à-dire à l'étuve) pendant quatre heures (la durée indiquée par l'auteur va de 8 à 10 heures, ce qui nous a paru trop long) ; on les laisse ensuite tremper toute une nuit dans NH_4OH dilué au 1/20 à 60° C dans une fiole bouchée ; le matériel ainsi traité sera bien gonflé et aura repris sa forme ; on le rince enfin à l'eau courante pendant quatre heures jusqu'à ce qu'il n'y ait plus d'ammoniaque. Une fixation ultérieure au F.A.A., comme s'il s'agissait d'échantillons frais, peut faciliter les colorations qui suivront.

La méthode classique de déshydratation est celle pour laquelle l'échantillon, déjà de taille suffisante, est immergé dans des bains d'alcool éthylique de concentration croissante,

jusqu'à l'alcool absolu. Mais elle n'est pas toujours suffisante pour les très jeunes feuilles imbriquées autour de l'apex végétatif. Pour éviter la contraction de ces organes, la méthode choisie fut celle de la déshydratation par le mélange alcool butylique tertiaire-alcool éthylique-eau distillée.

Les échantillons furent ensuite inclus dans la paraffine pure, puis coupés au microtome à 4 à 5 μ.

Les coupes sériées furent colorées soit par la fuchsine basique-vert-lumière, soit par la quintuple coloration de Johansen.

Les coupes à la main ont été colorées par la méthode classique au carmino-vert.

Pour localiser les zones méristématiques sur les très jeunes feuilles, nous avons utilisé la coloration de Feulgen.

LES FEUILLES ENSIFORMES

I. ÉTUDE DU GENRE *IRIS*

1. *Iris varbossania* Maly

L'Iris forme d'abord les feuilles « réduites à la gaine » constituant les écailles externes, puis les feuilles ensiformes proprement dites. Les premières sont caractérisées par le grand développement de la « gaine » et, contrairement à ce que certains ont pensé (« feuilles-gaines sans limbe », Duchartre, p. 7), elles possèdent un « limbe » très réduit, bien visible sous la loupe binoculaire. Leur processus de formation est le même que celui des feuilles ensiformes proprement dites, dans leurs premiers stades de développement.

Voici comment se montrent à leur naissance de telles feuilles. Un léger bourrelet, circulaire, à peu près également élevé de tous les côtés, se forme d'abord, en embrassant l'axe végétatif. Très tôt, un point situé sur la face dorsale du bourrelet se relève, formant un corps plein et entier s'élevant de bas en haut. La partie ainsi constituée forme la « lame » ensiforme tandis que la partie inférieure forme la « gaine ». Une telle feuille F_1 avec ses deux parties bien distinctes n'atteint pas plus de 1 mm de longueur totale. Par l'ouverture de la « gaine » apparaît déjà en partie la feuille suivante, F_2. De même, la feuille F_2 (fig. 1) recouvre à son tour la feuille F_3 à l'état de simple bourrelet. Une feuille de longueur totale supérieure à 1 mm voit son « limbe » très oblique, terminé par une pointe qui se recourbe légèrement du côté adaxial. Une feuille de 2 mm à 2 cm a son « limbe » plus redressé que celui de la précédente. Une feuille supérieure à 2 cm a son « limbe » entièrement ensiforme, tandis que sa « gaine » reste encore très courte. Dans les stades ultérieurs, le « limbe » et la « gaine » se développent chacun de son côté, jusqu'à ce que la feuille soit parvenue à l'état adulte, la croissance de l'un et de l'autre se fait par croissance basipète, selon la nomenclature de Trécul (1853).

Mesures prises, au cours de la dissection, de l'apex végétatif vers l'extérieur.

N° d'ordre de la feuille	Longueur totale de la feuille (en mm)	Longueur de la gaine (en mm)	Longueur du limbe (en mm)
1	0,25	± 0,20	± 0,05
2	1	0,3	0,6
3	3	1	2
4	10	3	7
5	25	8	17
6	52	23	19
7	92	60	32
8	140	95	45
9	220	105	115

Ces résultats montrent que la « gaine » non seulement apparaît bien la première, mais qu'elle a déjà subi un certain développement quand le « limbe » commence à se former sur sa face dorsale (cas de la feuille 1), alors que, dans l'élongation ultérieure de ces organes, l'ordre inverse est respecté.

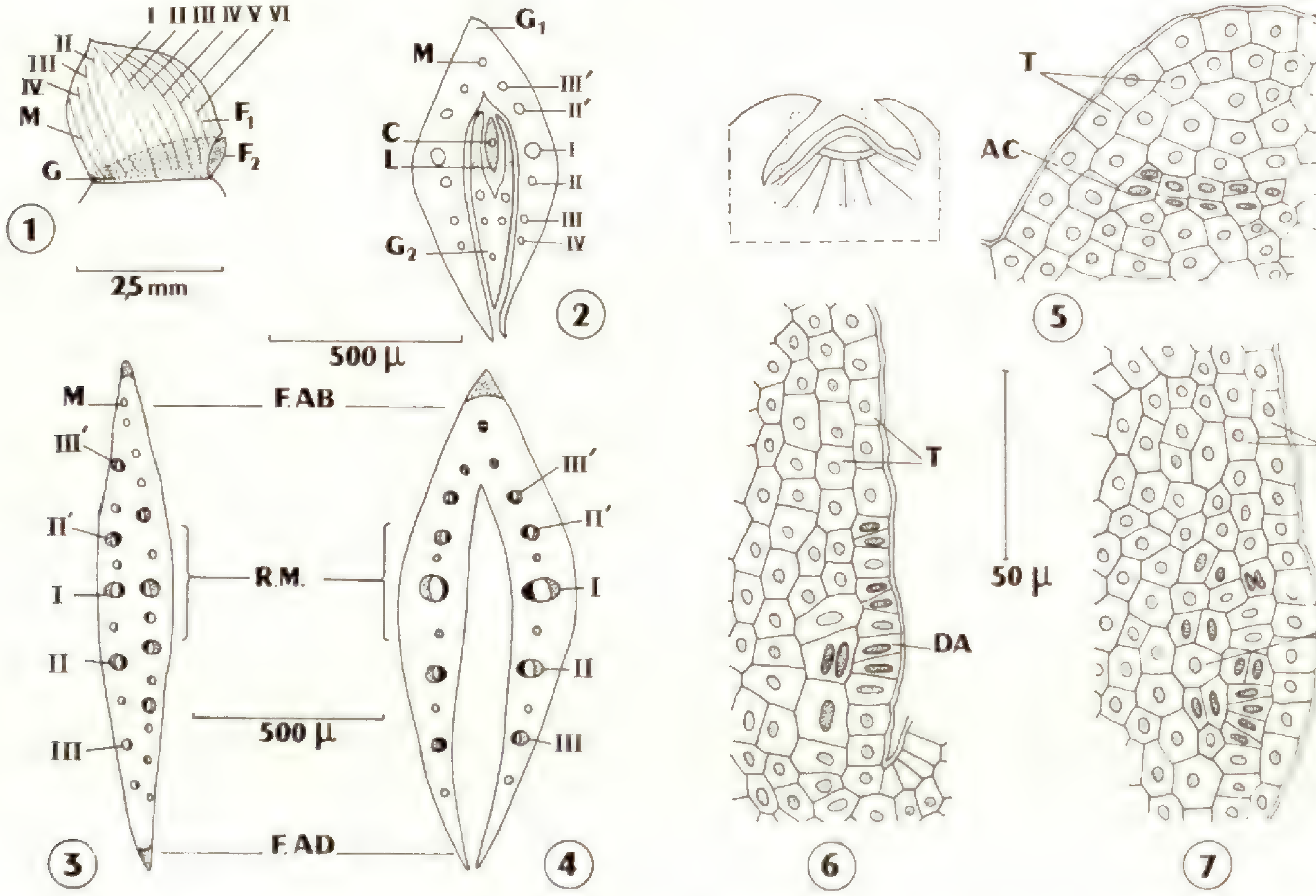


Fig. 1-7. — *Iris varbossania* Maly : 1, disposition des jeunes feuilles montrant l'ordre d'apparition des nervures ; 2, coupe transversale d'un apex végétatif ; 3, coupe transversale d'un « limbe » ; 4, coupe transversale d'une gaine. (C : apex caulinaire ; F.AB, face abaxiale ; F.AD, face adaxiale ; F_1 et F_2, deux feuilles successives ; G_1 et G_2, gaines de deux feuilles successives ; L, limbe foliaire ; M, faisceau médian ; R.M., région médiane ; les chiffres romains indiquent l'ordre d'apparition des faisceaux) ; 5, coupe sagittale de l'apex caulinaire ; 6, initiation d'une feuille ; 7, développement d'un primordium foliaire. (AC, assise cambiforme ; DA, divisions anticlines ; PR, primordium foliaire ; T, tunica.)

L'observation directe, par transparence, des faisceaux pendant la croissance du « limbe » montre que les faisceaux, parallèles les uns aux autres, apparaissent en ordre centrifuge (fig. 1), comme Trécul (1880) l'avait remarqué sur *Iris germanica*. D'abord se forment les deux faisceaux I situés au milieu de chaque face latérale. C'est seulement plus tard que les autres sont visibles. Comme dans les stades ultérieurs, la croissance la plus forte de la feuille a lieu dans la région médiane du limbe ; il en résulte que c'est dans cette direction que se trouvent les deux plus gros faisceaux vasculaires (fig. 2).

Outre ces faisceaux principaux, il existe des faisceaux longitudinaux d'ordre 2 commençant dans la région moyenne du limbe. Ces faisceaux, libres par les deux extrémités, issus de points nodaux, se raccordent aux faisceaux voisins par leur extrémité supérieure.

Il existe également des faisceaux tertiaires, quaternaires, et ainsi de suite suivant leur ordre d'apparition. Ces faisceaux se rangent successivement à droite et à gauche des faisceaux d'ordre 1 de chaque face, de sorte que leur taille diminue des faisceaux I vers les bords postérieur et antérieur de la feuille. Par conséquent, le faisceau abaxial (M) n'acquiert la taille des faisceaux primaires (I) que beaucoup plus tard (ou même jamais).

Une série de coupes transversales faites à 5 µ montre :

— Au niveau du sommet du « limbe », un gros faisceau central (fig. 2, C), qui ne serait que les deux faisceaux I confondus en un seul par suite de l'étroitesse de la largeur du « limbe ».

— Dans la région moyenne du « limbe », les faisceaux se montrent en deux rangées indépendantes l'une de l'autre, ne correspondant pas sauf dans la région médiane, la plus large du « limbe » (fig. 3). Les faisceaux sont disposés alternativement en gros et petit sur chaque rangée, et dans tous les cas ils sont orientés normalement avec le pôle libérien dirigé vers l'extérieur et le pôle ligneux vers l'intérieur. Ici, également, le faisceau abaxial (M) est petit et les faisceaux primaires (I) plus gros.

— Au niveau de la « gaine » (fig. 4), la disposition des faisceaux est la même que dans le « limbe ». Il n'existe dans chaque face de la « gaine » qu'une seule rangée de faisceaux, les plus gros occupant toujours la région médiane de la « gaine ».

Les observations morphologiques et structurales seraient incomplètes sans une étude ontogénique. Celle-ci a été suivie sur une série de coupes sagittales faites à 5 µ.

L'*apex végétatif* a la forme d'un dôme au sommet arrondi (fig. 5) portant sur ses flancs les ébauches foliaires. On y reconnaît de l'extérieur vers l'intérieur : une tunica formée de deux assises de cellules, puis le corpus, constitué d'un massif cellulaire à grandes cellules, fortement vacuolées où les mitoses sont peu nombreuses mais suivent des plans variés. Une zone formée de deux assises de cellules allongées à allure cambiale (A C, fig. 5) semble délimiter le corpus en deux parties distinctes ; c'est l'assise cambiforme, au sens de Popham (1951), caractéristique des apex du « type *Opuntia* ».

Les ébauches foliaires s'initient dans l'assise interne de la tunica, c'est-à-dire dans l'assise sous-épidermique (fig. 6), et se distinguent nettement par les recloisonnements, aussi bien périclinaux qu'anticlinaux, qui affectent cette couche (fig. 7). Au niveau de l'assise externe, les divisions sont exclusivement anticlinales (fig. 6), servant ainsi à l'extension de l'épiderme de l'initium. Le primordium ne tarde pas à se développer par des divisions de tous ses tissus ; mais on remarque un véritable apex foliaire A_1 reconnaissable par des recloisonnements périclinaux sous-épidermiques intenses (fig. 8). Dans un stade suivant, les cellules qui en résultent ont été affectées de cloisonnements anticlinaux, si bien qu'il se forme très vite un petit massif cellulaire. A partir de ce moment, toute activité mitotique s'arrête dans cette zone, bien qu'elle conserve un aspect méristématique pendant une assez longue période.

L'activité réduite de cet apex primaire A_1 conduit réellement à l'élaboration d'une ébauche qui se recourbe sur l'apex végétatif (fig. 9). Avec l'inhibition de l'apex A_1, cette ébauche cesse de croître. Ce n'est que plus tard, après qu'un nouvel apex aura fonctionné, que la partie basale de l'ébauche reprendra son élongation par l'activité d'un méristème intercalaire basal.

Au stade suivant, un nouvel apex foliaire A_2, générateur du « limbe » unifacial, apparaît sur un point dorsal de l'ébauche issue de l'activité de A_1. Cette apparition a lieu aux dépens de l'assise sous-épidermique (fig. 10). Les cellules de l'une des files ainsi formées sont affectées immédiatement de divisions anticlinales (fig. 11). Au stade suivant, des dédoublements cellulaires se produisent à nouveau ; puis des séries de cloisonnements dans les deux plans formeront un important massif cellulaire (fig. 12) et, finalement, la totalité du « limbe », grâce au fonctionnement prolongé de ce méristème. Il en est du moins ainsi pour les feuilles de type adulte. En ce qui concerne les « feuilles écailles » un arrêt de fonctionnement relativement précoce de ce méristème A_2 n'autorisera que la constitution d'un ensemble cellulaire de faible taille, le « limbe » réduit de ces feuilles.

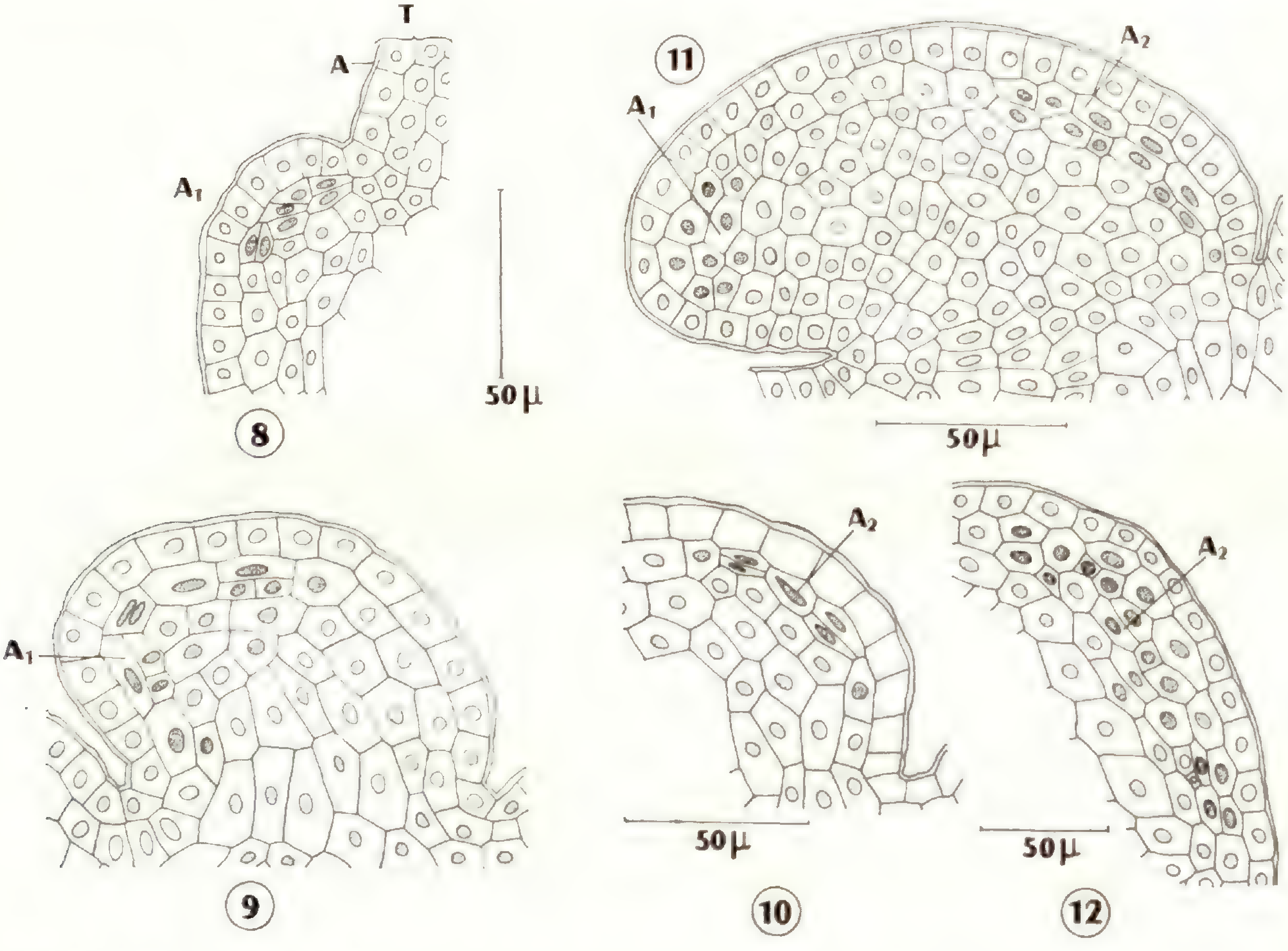


Fig. 8-12. — *Iris varbossania* Maly : 8 et 9, développement de l'ébauche foliaire. (A, apex caulinaire ; A_1, apex du primordium, puis de la jeune ébauche) ; 10, 11, 12, apparition et fonctionnement de l'apex dorsal de l'ébauche (A_1, apex du primordium ; A_2, apex dorsal qui édifiera la partie unifaciale de la feuille).

Enfin, vont apparaître des cloisonnements adaxiaux, à la limite du « limbe ensiforme » et de la « gaine » (fig. 13). On observe successivement :

— des dédoublements cellulaires, par recloisonnement périclinal dans l'assise sous-épidermique ; ces cellules se distinguent de leurs voisines par leur allure allongée et très méristématique (fig. 14) ;

— l'assise interne mise en place de cette façon se cloisonne anticlinalement (fig. 15), puis de nouvelles divisions aussi bien périclinales qu'anticlinales se produisent dans cette zone jusqu'à la formation d'un massif cellulaire facilement reconnaissable, formant une légère saillie en morphologie externe (fig. 16) ;

— à partir de ce moment, les divisions s'arrêtent ; en effet, les grandes feuilles suivantes montrent le même massif cellulaire se distinguant des cellules environnantes par la disposition apparemment méristématique de ses cellules mais où les recloisonnements ont complètement cessé. Notons, par ailleurs, qu'au niveau de l'épiderme, nous n'avons observé aucune modification.

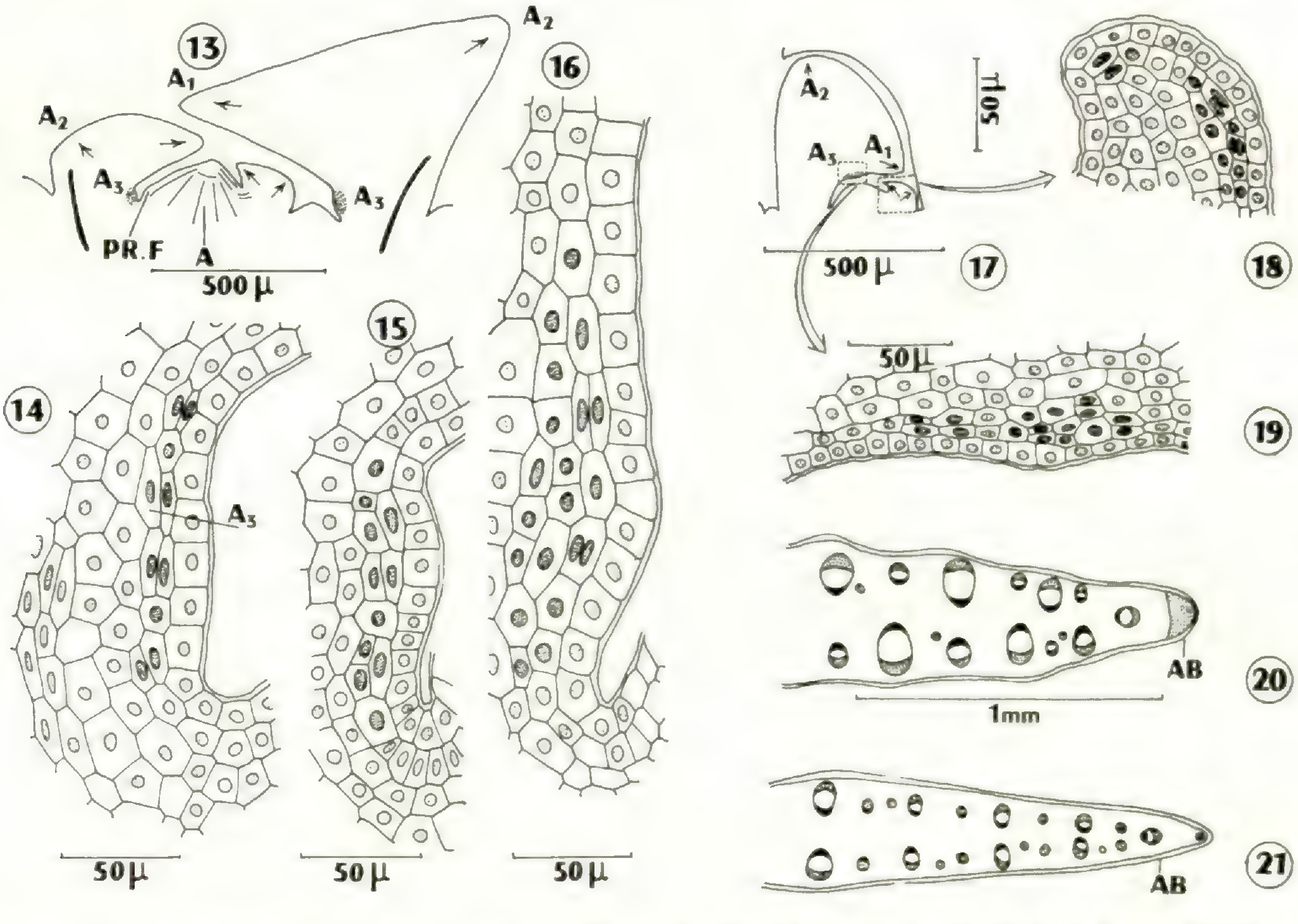


FIG. 13-16. — *Iris varbossania* Maly : 13, schéma d'une coupe sagittale d'un apex végétatif ayant édifié 4 feuilles ; 14, 15 et 16, initiation et développement de l'apex ventral foliaire A_3 (A_1, A_2 et A_3, les 3 apex foliaires ; les flèches indiquent, dans la figure 13, les directions de croissance).

FIG. 17-20. — *Iris spuria* L. : 17, schéma d'un apex végétatif en coupe sagittale ; 18, coupe sagittale d'un primordium ; 19, méristème ventral d'une ébauche foliaire, en coupe longitudinale ; 20, partie d'une coupe transversale d'un « limbe » âgé.

FIG. 21. — *Iris acoroides* Spach., partie d'une coupe transversale d'un « limbe » âgé. (AB, côté abaxial.)

Pour la commodité du langage, à ce stade de notre exposé, nous qualifierons de A_3 cet ensemble méristématique, nous réservant d'expliquer par la suite les raisons qui nous le font rapprocher de A_1 et A_2.

Une zone de croissance intercalaire va ensuite fonctionner dans la zone basale de l'ébauche ainsi constituée ; il en résultera la gaine.

2. Autres espèces d'Iris

Les autres espèces sur lesquelles ont porté nos observations sont les suivantes : *I. germanica* L., *I. pabularia* Naud., *I. setosa* Pall., *I. spuria* L., *I. chamaeiris* Bertol., *I. ochroleuca* L., *I. acoroides* Spach., *I. pallida* Lam., *I.* sp. : races horticoles *Tam-tam* et *Aymaras.*

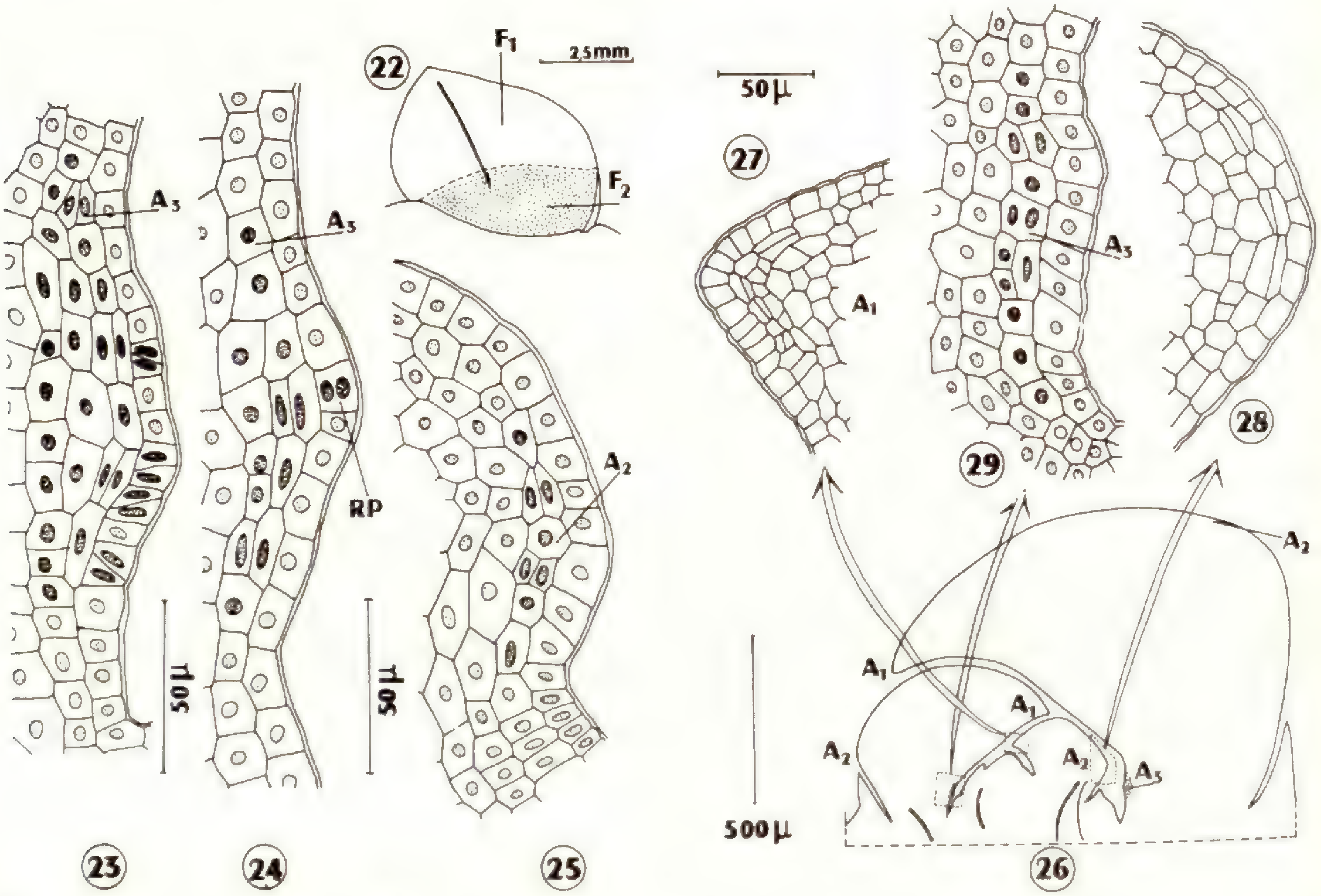


Fig. 22 et 23. — *Iris acoroides* Spach. : 22, aspect d'un apex végétatif montrant l'emboîtement des jeunes feuilles ; 23, apex ventral d'une feuille, en coupe sagittale (A_3, apex ventral ; F_1 et F_2, deux feuilles successives).

Fig. 24 et 25. — *Iris pabularia* Naud. : 24, apex ventral en coupe sagittale, d'une jeune feuille ; 25, détail de l'apex dorsal d'une ébauche foliaire (A_2, apex dorsal ; A_3, apex ventral ; RP, recloisonnement périclinal en cours).

Fig. 26-29. — *Gladiolus* sp. : 26, schéma de la coupe sagittale d'un apex végétatif ; 27, détail de l'apex du primordium foliaire ; 28, détail de l'apex dorsal du primordium foliaire ; 29, détail de l'apex ventral d'une ébauche foliaire (A_1, A_2 et A_3, les trois apex foliaires).

Les feuilles se présentent de la même façon que celle d'*I. varbossania* Maly. Seul le « limbe ensiforme » d'*I. acoroides* Spach. possède dans son milieu une bande proéminente sur les deux faces. Elle fait particulièrement saillie sur les jeunes feuilles de 1 mm à 6 mm.

L'étude ontogénique a été suivie également sur des séries de coupes sagittales faites à 5 µ et a décelé l'existence de trois apex foliaires : A_1, A_2, A_3.

En ce qui concerne le méristème ventral A_3, nous avons relevé les variations suivantes :

— chez *I. spuria* L., la protubérance cellulaire se forme vers le milieu de la partie adaxiale de l'ébauche (fig. 17) ;

— chez *I. acoroides* Spach. (fig. 23), nous avons observé des divisions anticlinales sur quatre cellules de l'épiderme correspondant à la protubérance sous-épidermique. Ces cloisonnements restent à ce stade et ne se manifestent plus dans les stades ultérieurs, bien que le méristème A_3 fonctionne assez longuement pour former une protubérance notable ;

— chez *I. pabularia*, l'épiderme de la jeune feuille peut présenter quelques recloisonnements périclinaux au-dessus du massif cellulaire correspondant à A_3 (fig. 24).

Les coupes transversales réalisées à 5 μ montrent :

— Au niveau du « limbe », deux rangées de faisceaux comme chez *I. carbossania* Maly. Dans la feuille d'*I. acoroides* Spach., les paires de faisceaux correspondants sont semblables, soit deux gros, soit deux petits, face à face (fig. 21). Chez *I. pabularia* Naud., dans la région supérieure du « limbe », les faisceaux alternent sur une seule rangée. Chez *I. spuria* L., chaque paire de faisceaux correspondant par leur pôle xylémien comporte un gros et un petit (fig. 20).

— Au niveau de la « gaine », une rangée de faisceaux dans chaque branche, les plus gros faisceaux occupant toujours la région médiane. Le fonctionnement assez long de A_1 donne une masse cellulaire plus importante que chez *Iris carbossania* et, par la suite, la protubérance issue de A_3 est apparemment en position plus proximale.

— La face abaxiale est toujours occupée par un anneau de fibres sous-épidermiques aussi bien au niveau du « limbe » qu'au niveau de la « gaine ». Les fibres sont réduites à un petit amas chez *I. acoroides*, *I. setosa* Pall., *I. chamaeiris* Bertol., et *I. ochroleuca*. Dans la couche de parenchyme cortical, des petits faisceaux de fibres alternent souvent avec les faisceaux libéro-ligneux.

— Le mésophylle est caractérisé par l'absence de tissu palissadique. Chez *I. pabularia* Naud. cependant, les deux ou trois assises de parenchyme cortical sont allongées radialement sans toutefois acquérir l'allure de véritable tissu palissadique.

— L'épiderme est identique sur les deux faces de la feuille. Il est formé de cellules allongées et recouvert d'une cuticule mince, et porte des excroissances cutinisées, particulièrement fréquentes au-dessus des faisceaux fibro-vasculaires.

II. *GLADIOLUS* SP.

Morphologiquement, la feuille de *Gladiolus* sp. est semblable à celle de l'Iris, et notamment à celle d'*Iris acoroides* Spach., car son « limbe » ensiforme est muni d'une forte côte médiane.

L'étude ontogénique montre également des faits tout à fait comparables à ce que nous avons observé chez les Iris (fig. 26). Après un premier stade où le primordium est construit essentiellement par l'action d'un apex primaire A_1, il apparaît, sur la face abaxiale du primordium, des recloisonnements périclinaux de l'assise sous-épidermique. Il se forme ainsi un méristème A_2, dérivant de recloisonnements répétés, anticlinaux et périclinaux,

et qui édifiera la totalité du « limbe » ensiforme (fig. 28). A la face adaxiale enfin, vers la base de l'ébauche, quelques divisions surtout périclinales forment un petit méristème A_3 (fig. 29).

Une coupe d'inflorescence (fig. 30) montre des préfeuilles d'inflorescence et une série de bractées florales entourant les fleurs. L'observation des jeunes bractées révèle un processus de développement homologue de celui des jeunes feuilles végétatives. En effet, un

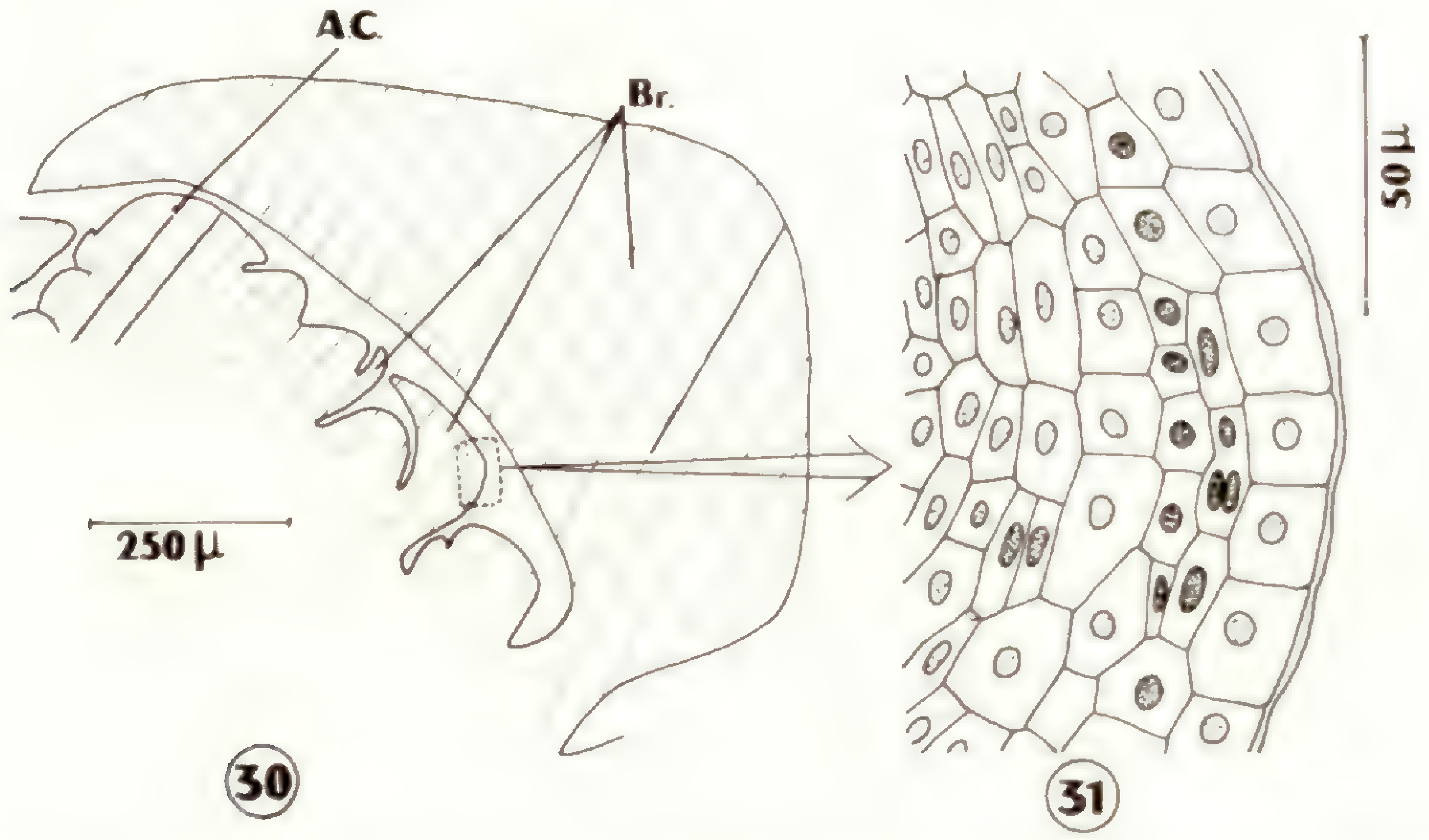


Fig. 30 et 31. — *Gladiolus* sp. : 30, coupe sagittale d'une inflorescence embryonnaire ; 31, apex abaxial d'une bractée de cette inflorescence (A.C., apex caulinaire ; Br., bractée).

deuxième apex prend naissance sur le côté abaxial du primordium de la bractée par recloisonnements périclinaux de l'assise sous-épidermique (fig. 31). Mais l'activité de celui-ci s'arrête très tôt au cours du développement de la bractée, si bien qu'à l'état adulte les bractées florales ne sont pas ensiformes. Ce qui permet de conclure que la durée et l'intensité de fonctionnement de l'apex dorsal A_2 varie d'une feuille à l'autre. Un fonctionnement durable dans le domaine végétatif conduit à l'élaboration d'une feuille à « limbe » ensiforme ; un fonctionnement discret au niveau inflorescentiel conduit à une bractée apparemment non ensiforme, encore que pourvue d'une protubérance dorsale plus ou moins marquée.

III. *CLADIUM FLEXUOSUM* CLARKE

Les Cypéracées comptent quelques espèces à feuilles ensiformes, notamment dans les sous-genres *Machaerina*, *Vincentia* et *Baumea* du genre *Cladium*. Citons également des *Lepidosperma*, *L. tuberculatum* Nees, *L. exaltatum* R. Br. et *L. squamatum* Benth., et *Chrysitrix capensis* L. Chermezon, en 1929, en a fait une description anatomique, d'après des coupes transversales de feuilles adultes. Une description rapide en a été donnée plus récemment par Metcalfe et Gregory (1964), mais aucune étude ontogénique ne semble en avoir été faite.

Dans ce but, nous avons étudié *Cladium flexuosum* Clarke, provenant de la région de Diego-Suarez à Analamera (Madagascar).

La très jeune feuille apparaît sous forme d'un bourrelet embrassant plus ou moins le sommet de l'apex végétatif, ce que nous avions déjà rencontré chez *Iris* et *Gladiolus*. Cette ébauche foliaire s'est développée par recloisonnement périclinal de l'assise sous-épidermique, surtout du côté adaxial, d'un apex primaire qui cesse bientôt de croître.

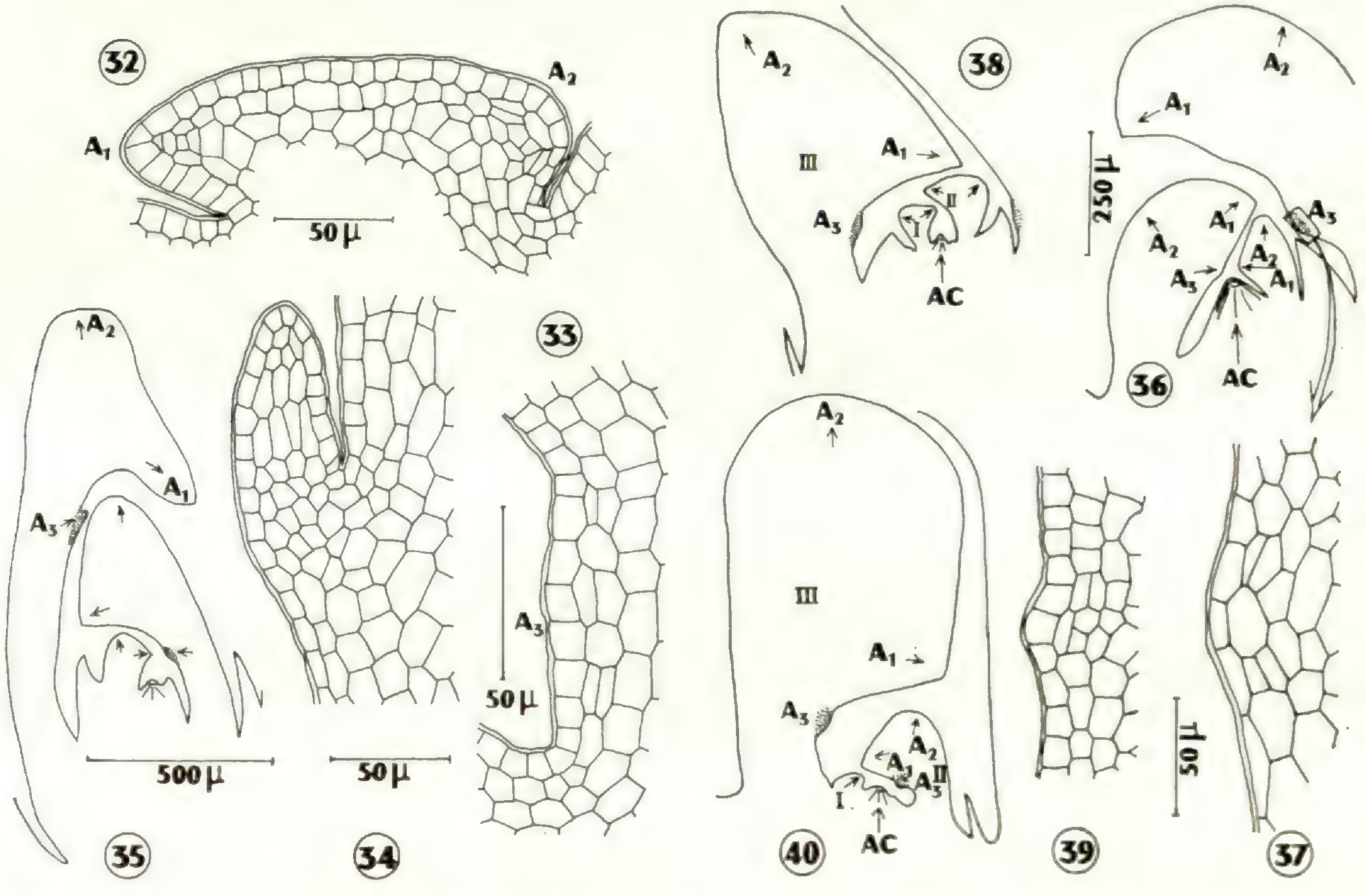


FIG. 32 et 33. — *Cladium flexuosum* Clarke : 32, coupe sagittale d'une jeune ébauche foliaire ; 33, détail de l'apex ventral d'une jeune feuille.
FIG. 34. — *Xyris decipiens* Brown : coupe sagittale de la ligule ventrale d'une feuille adulte.
FIG. 35. — *Xyris anceps* Lam. : coupe sagittale d'un apex végétatif (A_1, A_2 et A_3, les trois apex foliaires).
FIG. 36 et 37. — *Anarthria laevis* R. Br. : 36, coupe sagittale d'un apex végétatif ; 37, différenciation de l'apex ventral A_3.
FIG. 38 et 39. — *Conostylis petrophiloides* F. Muell. : 38, coupe sagittale d'un apex végétatif, 39, initiation de l'apex ventral.
FIG. 40. — *Tetroncium magellanicum* Willd. : coupe sagittale de l'apex végétatif (AC, apex caulinaire ; A_1, A_2 et A_3, les trois apex foliaires).

Un deuxième méristème prend alors naissance sur la face dorsale de l'ébauche engainante précédemment constituée. Il s'agit comme chez *Iris* et *Gladiolus*, d'un méristème A_2 qui, par son activité mitotique, assurera l'initiation et la croissance du futur « limbe » ensiforme (fig. 32). Il se forme également à partir de l'assise sous-épidermique.

Dans les stades ultérieurs la gaine reprend son développement grâce à l'activité d'un méristème intercalaire situé à la base de l'ébauche. Donc, ici encore, c'est bien la « gaine » et le rudiment de limbe qui apparaissent les premiers et la lame ensiforme ne vient qu'après, et ce n'est que lorsque l'apex dorsal aura fonctionné que la partie basale de l'ébauche se remettra en activité.

Sur une feuille à un stade plus avancé, une protubérance apparaît sur la face antérieure de la jeune feuille. Il ne peut s'agir que d'un méristème ventral A_3, homologue de celui que nous avons observé dans *Iris* et *Gladiolus*. Cet apex n'apparaît qu'à partir de la troisième feuille et se traduit par des recloisonnements périclinaux de l'assise sous-épidermique (fig. 33). Dans les stades ultérieurs, des séries de divisions aussi bien anticlinales que périclinales affectent les cellules formées précédemment et aboutissent à un massif cellulaire. Bien que les divisions s'arrêtent dans les feuilles adultes, le méristème ventral se traduit par l'existence d'un massif cellulaire à allure particulière, les cellules qui le forment conservant un rapport nucléoprotoplasmique élevé.

Cladium flexuosum Clarke forme également une série de « feuilles-gaines » avant de produire les véritables feuilles ensiformes. Ces « feuilles-gaines » sont toutes pourvues d'un rudiment de « limbe » dont la longueur augmente au fur et à mesure qu'elles se rapprochent des feuilles ensiformes. Ceci se traduit ontogéniquement par le fonctionnement très discret de l'apex dorsal A_2 dans les feuilles de type juvénile.

IV. *XYRIS*

Le genre *Xyris* renferme de nombreuses espèces. Celles que nous avons étudiées ont des feuilles rangées distiquement à base engainante et à « limbe » morphologiquement ensiforme, rappelant celles de nombreuses espèces d'*Iris*.

1. *Xyris decipiens* N.E. Br.

Comme dans les cas précédents, on y rencontre, à la base de la tige, une série d'écailles ou « feuilles-gaines », caractérisées par le grand développement de la « gaine » et par le peu de développement du « limbe » ensiforme proprement dit. Ce dernier peut atteindre une longueur notable.

Le côté antérieur de la « gaine » ouverte est bordé d'une membrane transparente très mince, non vascularisée, continuant une excroissance ligulaire un peu en dessous du sommet de la « gaine ». Les écailles sont également munies de ligules moins développées.

Ontogéniquement, une coupe sagittale montre un apex végétatif saillant portant sur ses flancs les très jeunes feuilles avec leur « gaine ». Successivement des centres de croissance apparaissent.

— Un apex A_1, d'une origine sous-épidermique dont les divisions successives aboutissent à la construction de l'ébauche foliaire ; il arrête très tôt son activité.

— Puis, un deuxième centre de croissance prend naissance sur la face dorsale de l'ébauche engainante, par recloisonnement périclinal. Son activité ultérieure assure la croissance de la « lame ensiforme » unifaciale. Il a une activité très limitée dans les pre-

mières feuilles formées ou « feuilles-gaines » ; l'élongation de la « gaine » reprendra plus tard avec l'activité du méristème intercalaire basal, alors que sa surface interne se couvrira de longs poils.

— Un troisième méristème apparaît sur la face antérieure de la feuille, un peu en dessous du sommet de la « gaine ». Il a aussi une origine sous-épidermique. Les premières divisions aboutissent à la formation d'un massif cellulaire exclusivement sous-épidermique. Puis dans les stades ultérieurs, des divisions de l'épiderme accompagnent l'extension du tissu ligulaire qui se traduit alors morphologiquement par une excroissance membraneuse, la ligule (fig. 34).

2. Autres espèces de *Xyris*

L'ontogénie de la feuille des *Xyris anceps* Lam. et *Xyris imitatrix* Malme est semblable à celle de *Xyris decipiens*. La première espèce ne possède pas de poils sur la surface interne de la gaine, la deuxième en est pourvue, ainsi que sur les bords du « limbe ».

Xyris imitatrix Malme ne possède pas de ligule apparente et son méristème ventral A_3 se développe simplement en un massif cellulaire sous-épidermique, alors que chez *Xyris anceps* Lam., l'activité de l'apex ventral A_3 aboutit à la formation d'une ligule aussi développée que celle de *X. decipiens* (fig. 35).

V. *ANARTHRIA LAEVIS* R. BR.

Dans la famille des Restionacées, la tribu des Anarthrieae constitue une exception notable par ses anthères bithèques et par la présence de feuilles rappelant celles de l'Iris. Dans le genre *Anarthria*, elles peuvent être soit ensiformes, soit radiales, en empruntant la nomenclature d'Arber, alors que dans *Lyginia* le « limbe » reste très peu développé. Cet auteur a établi une analogie anatomique entre « limbe » ensiforme d'*Anarthria scabra* R. Br. et phyllode d'*Acacia* vus en coupe transversale.

Une coupe sagittale montre autour de l'apex caulinaire en dôme (fig. 36) de très jeunes feuilles avec les mêmes directions de croissance que celles observées dans les cas précédents. Ces trois apex apparaissent toujours suivant le même ordre chronologique : d'abord A_1 destiné à la formation de l'ébauche, ensuite dorsalement A_2, à l'origine du « limbe » ensiforme, enfin, ventralement, A_3. Ils ont tous une origine sous-épidermique et sont initiés par des recloisonnements périclinaux.

En ce qui concerne l'apex ventral A_3, les premiers stades consistent en un développement d'un massif cellulaire sous-épidermique (fig. 37) comme chez l'Iris, et dans les stades ultérieurs, nous assistons à une prolifération épidermique correspondant à un soulèvement ligulaire. Il est à remarquer cependant que la ligule d'*Anarthria laevis* R. Br. est beaucoup moins marquée en morphologie externe que celle de *Xyris decipiens* ; elle ne mesure que 0,5 mm de hauteur.

VI. *CONOSTYLIS PETROPHILOIDES* F. MUELL.
(Haemodoracées)

Cette espèce est caractérisée par la présence de feuilles ensiformes à « gaine » ouverte sur la plus grande partie et fermée à la base. Les marges antérieures de la gaine sont bordées d'une membrane transparente, ne se prolongeant apparemment pas en excroissance ligulaire à la base du « limbe ».

Le développement ontogénique des jeunes feuilles est semblable à celui des feuilles ensiformes déjà étudiées, à savoir l'existence de trois apex foliaires, bien visibles en coupe sagittale (fig. 38). Le méristème A_3 provient, comme dans les cas précédents, de recloisonnements tardifs de l'assise sous-épidermique dans une zone médiane adaxiale de l'ébauche (fig. 39).

VII. *TETRONCIUM MAGELLANICUM* WILLD.
(Juncaginacées)

Les feuilles ont une disposition distique. Le sommet du « limbe » ensiforme des feuilles adultes est terminé par une partie très effilée se développant secondairement au cours de l'ontogénie, car les feuilles jeunes en sont dépourvues.

La feuille est munie d'une bande proéminente dans le milieu de ses deux faces, rappelant la côte médiane de *Gladiolus* sp.

Elle se développe grâce au fonctionnement de trois méristèmes : A_1, A_2, A_3, comme dans les cas précédents (fig. 40).

L'apex ventral n'apparaît qu'à partir de la deuxième feuille, se traduisant par un petit massif cellulaire sous-épidermique.

VIII. *DIANELLA* SP.

La feuille de *Dianella* est caractérisée par un limbe étalé muni d'une nervure médiane, dorsoventral à base unifaciale et à région distale bifaciale. Elle porte à sa base une « gaine » ouverte ou fermée sur une très faible longueur.

1. *Dianella intermedia* Endl.

Dianella forme d'abord une série de « feuilles-gaines » caractérisées par le grand développement de la « gaine » et terminées par un rudiment de « limbe », et dans un deuxième stade, des feuilles terminées par un « limbe » étalé.

L'étude ontogénique des premières feuilles, sur des séries de coupes sagittales, montre un apex végétatif très saillant entouré de feuilles successives ensiformes. En effet, le premier apex A_1 se forme sur le primordium indifférencié, par recloisonnement périclinal,

tandis que le deuxième, dorsal, se constitue sur l'ébauche engainante, également par recloisonnement périclinal. Les divisions aussi bien périclinales qu'anticlinales des stades suivants assureront la croissance de la partie unifaciale de la feuille. Cette observation permet d'interpréter la structure morphologique des jeunes feuilles qui ne sont formées que par une « gaine » fermée sur une faible longueur à sa base ou une « gaine » ouverte, et un « limbe » unifacial, non terminé par une zone étalée dorsoventrale comme dans les feuilles adultes.

Le manque de matériel ne nous a pas permis de suivre l'évolution de la feuille de *Dianella*, dans des stades assez avancés, pour suivre la naissance de la partie étalée du « limbe » caractéristique des feuilles adultes. Néanmoins, ces quelques observations nous conduisent à considérer les jeunes feuilles de *Dianella*, comme des feuilles ensiformes. En effet, l'existence de l'apex primordial A_1 et de l'apex A_2, dorsalement et à l'origine de la lame unifaciale et, très certainement, de sa région distale bifaciale, est analogue à ce que nous avons vu dans toutes les autres feuilles ensiformes rencontrées jusqu'à présent.

Par ailleurs, la face adaxiale des jeunes feuilles montre la présence d'un méristème ventral A_3. En effet, en dessous du sommet de la « gaine », se distinguent nettement des recloisonnements périclinaux de l'assise sous-épidermique, comme dans les cas précédents. Les séries de divisions aussi bien anticlinales que périclinales qui l'affectent aboutissent à la formation d'un massif cellulaire. L'épiderme ne subit aucune division.

2. *Dianella ensifolia* (L.) D.C. et *Dianella revoluta* R. Brown

Des stades de développement identiques à ceux de l'espèce précédente montrent l'existence de trois apex A_1, A_2, A_3, apparaissant suivant cet ordre, avant l'étalement du « limbe » de la feuille adulte.

IX. CONCLUSIONS SUR LES FEUILLES ENSIFORMES

1. Existence de deux catégories de feuilles

Nous avons pu observer :

D'abord les « feuilles-gaines » caractérisées par le grand développement de la « gaine » et terminées par un « limbe » à peine indiqué.

Ensuite les véritables feuilles ensiformes reconnaissables au grand développement du « limbe ».

2. Développement des feuilles ensiformes

Les observations sous le binoculaire et les mesures prises au cours de la dissection montrent, d'une part, que c'est la « gaine » qui apparaît avant le « limbe » et, d'autre part, que la « gaine » ne s'étend en longueur que lorsque le « limbe » aura atteint une hauteur considérable.

3. Existence de trois massifs méristématiques à l'origine de la feuille

L'étude ontogénique nous montre que la « gaine » est constituée réellement de deux parties : une gaine normale mais peu développée et un limbe véritable qui restera presque complètement inhibé. Cet ensemble a été mis en place par l'activité très limitée dans le temps d'un apex primaire. Pendant l'arrêt de développement de celui-ci, un autre apex s'édifie sur un point dorsal de cette ébauche, à partir de recloisonnements périclinaux de l'assise sous-épidermique. L'activité continue de ce nouvel apex A_2 assurera la croissance du « limbe ensiforme » c'est-à-dire de la partie unifaciale de la feuille, qui apparaît ainsi comme juxtaposée au limbe véritable.

Entre temps, un méristème intercalaire basal déclenchera l'élongation de la « gaine ».

Nous avons noté, un peu en dessous du sommet de la « gaine », c'est-à-dire morphologiquement à la limite entre la gaine véritable et le limbe, une protubérance cellulaire caractérisable par des recloisonnements périclinaux sous-épidermiques. Cette formation ne se manifeste généralement pas ou peu à l'extérieur et n'a jamais retenu l'attention de nos prédécesseurs. Pour notre compte, tous les genres et toutes les espèces étudiés nous ont montré ce méristème A_3 sur leur face adaxiale. Quelques variations se sont révélées au niveau de l'épiderme qui, généralement, ne subit aucune modification. C'est ainsi que *Iris acoroides* Spach. subit des divisions anticlinales sur l'épiderme correspondant à ce massif cellulaire qui reste latent malgré tout, et que *I. pabularia* Naud. décèle un début de recloisonnement périclinal. Ces phénomènes ne sont plus, cependant, observables dans les stades suivants, si bien que cette formation reste réduite et purement sous-épidermique. Dans le genre *Xyris*, l'activité de l'apex A_3 gagne l'épiderme et entraîne une prolifération ligulaire, sur *Xyris decipiens* et *Xyris anceps* (cf. fig. 34). Bien entendu, quelle que soit l'importance des modifications de l'épiderme, il y a une complète homologie entre les formations édifiées par l'action de A_3.

LES FEUILLES CYLINDRIQUES

I. GENRE *ALLIUM*

1. *Allium cepa* L.

Après l'initiation foliaire, la jeune ébauche se développe rapidement, surtout dans la région médiane alors que ses marges commencent à s'étendre autour de l'apex d'où se différencie maintenant l'ébauche de la prochaine feuille. Cette dernière grandit à la même vitesse que la partie latérale de l'ébauche précédente poussant moins vite. Ainsi la base creuse et cylindrique de chaque feuille enveloppe la feuille la plus jeune et l'apex végétatif. A maturité, cette base cylindrique de la feuille constitue la « gaine » ou la plus grande partie de l'écaille du bulbe, tandis que le côté allongé sera le « limbe ». La forme angulaire des jeunes feuilles est déterminée par la structure enveloppante qui les moule. Pendant la différenciation en « gaine » et « lame », le diamètre de la région qui grandit augmente rapidement si bien que la base de la feuille nouvellement formée est rejetée de plus en plus loin du centre. Chez le bulbe, l'augmentation en épaisseur de la gaine aboutit à la formation des écailles charnues.

L'orifice de la « gaine » est entouré d'une membrane fine, non vascularisée, plus large sur la face antérieure. L'ensemble constitue la *ligule sensu lato*. La lame adossée à la face adaxiale de la base du « limbe » forme la *ligule sensu stricto*. Elle est visible à partir de la cinquième feuille sans qu'il existe de limite nette entre la « gaine » et la membrane antérieure de l'ensemble ligulaire. La ligule d'*A. cepa* constitue une excroissance secondaire, se formant tardivement par rapport au développement de la feuille.

Ontogéniquement, une coupe longitudinale médiane passant par l'apex végétatif montre que ce dernier est légèrement bombé, formant un dôme de 300 µ environ de diamètre. Il est constitué extérieurement de deux assises de cellules constituant la tunica. Les divisions de la première assise de la tunica sont destinées à la reconstitution de l'aire apicale entamée par l'initiation successive des feuilles. Sous la tunica, se trouve un massif cellulaire constitué par un petit nombre de grandes cellules resserrées, à gros noyau, ne contenant qu'un seul nucléole, faiblement colorables, d'allure peu méristématique. Le cytoplasme est assez dense et ne renferme que quelques vacuoles.

Sur les flancs de l'apex végétatif, l'assise interne de la tunica est formée de cellules très étirées, se cloisonnant par divisions périclinales et anticlinales. Cette zone donne naissance à l'initium foliaire. L'assise externe subit exclusivement des divisions anticlinales, origine de l'épiderme de l'ébauche. Dans les stades ultérieurs, une série de divisions entraînera la surrection du primordium foliaire.

Dans les premiers stades de développement de l'ébauche, une zone sous-épidermique du primordium, en regard de l'apex végétatif, se distingue par son dédoublement. Ce der-

nier gagne de proche en proche. L'une des assises ainsi formée sera aussitôt affectée de divisions anticlinales. Très tôt, ce sommet A_1 cesse de croître.

L'activité du méristème A_1 se manifeste donc pendant un temps très limité et s'arrête complètement. Ce phénomène fut déjà évoqué par Roth en 1949 : « Während nun die ursprüngliche Wachstumsspitze in ihrer Entwicklung etwas stehen bleibt » (p. 323), par Thielke (1947) et par Esau (1963) : « The original leaf apex early ceases growth » (p. 484).

Un second centre de croissance prend naissance sur le côté dorsal du primordium alors que le méristème A_1 cesse toute activité.

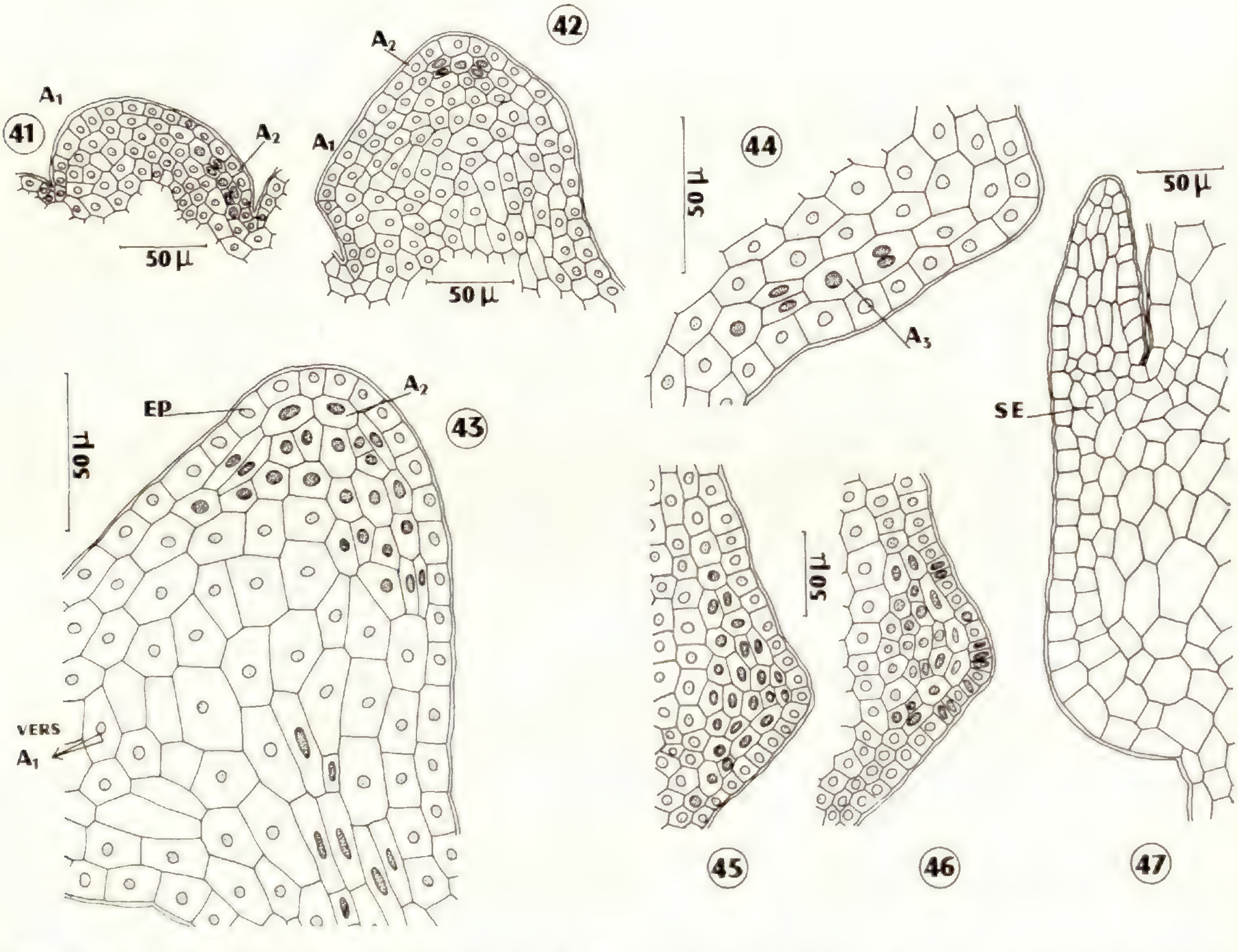


Fig. 41-47. — *Allium cepa* L. : 41, coupe sagittale d'un primordium foliaire ; 42, coupe sagittale d'une jeune ébauche foliaire ; 43, coupe sagittale partielle d'une ébauche foliaire (A_1, apex du primordium ; A_2, apex dorsal de l'ébauche ; EP, épiderme) ; 44, 45, 46 et 47, évolution en ligule de l'apex ventral A_3, depuis le primordium foliaire (fig. 44) jusqu'à la feuille adulte (SE, massif sous-épidermique).

Le processus de développement est le suivant : une cellule sous-épidermique de la zone dorsale du primordium s'allonge et se dédouble par cloisonnement périclinal (fig. 41). Ce phénomène se propage dans les cellules voisines sous-épidermiques. Une série de divisions aussi bien périclinales qu'anticlinales assurera la croissance du « limbe » dans les stades

suivants (fig. 42). Il se constitue alors, au sommet de la jeune feuille, un massif cellulaire A_2, homologue de celui des feuilles ensiformes. Par ailleurs, le procambium vasculaire commence à se différencier à ce stade (fig. 43). Plus tard, la couche de cellules épidermiques subira des vagues de divisions anticlinales assurant l'extension de l'épiderme foliaire.

Le « limbe » à peine marqué des écailles est dû à l'arrêt précoce du fonctionnement de l'apex A_2.

Le troisième méristème prend naissance sur la face adaxiale de la très jeune feuille après que le sommet de croissance dorsal (A_2) a fonctionné depuis un long moment. Le processus de développement, suivi sur des coupes longitudinales médianes, est le suivant : sur le flanc ventral de l'ébauche, on observe un dédoublement cellulaire localisé de l'assise sous-épidermique, par recloisonnements périclinaux (fig. 44). La première assise ainsi formée est rapidement affectée de divisions anticlinales.

Dans un stade suivant, l'assise sous-épidermique subit des divisions aussi bien périclinales qu'anticlinales et qui seront au fur et à mesure repoussées vers l'intérieur de la feuille, jusqu'à ce qu'il se forme un petit massif cellulaire (fig. 45). Les divisions qui étaient localisées dans la couche sous-épidermique gagnent l'assise épidermique correspondante (fig. 46) en des cloisonnements anticlinaux. Les cellules issues des divisions épidermiques prolifèrent sur la face adaxiale de la jeune feuille et constituent la ligule proprement dite (fig. 47), à la limite entre la « gaine » et le « limbe ».

2. *Allium porrum* L.

Les premiers stades de développement de la feuille d'*Allium porrum* concordent parfaitement avec ceux d'*A. cepa.*

Une série de coupes longitudinales médianes (fig. 48) montre, en effet, que la feuille croît par trois apex foliaires. Dans l'assise sous-épidermique de l'initium foliaire, une ou deux cellules se dédoublent par cloisonnement périclinal. Une division anticlinale suit rapidement, affectant l'une des files cellulaires nouvellement édifiées, puis d'autres édifiant un petit méristème A_3, fonctionnel pendant un temps relativement bref. Dans l'assise sous-épidermique de la face abaxiale de l'ébauche foliaire formée par l'apex précédent, se distinguent des divisions périclinales (fig. 49). Dans les stades suivants, une série de divisions dans les deux plans de cloisonnement aboutira à la formation d'un massif cellulaire sous-épidermique A_2 (fig. 50), constituant le sommet ensiforme de la feuille d'*Allium porrum.* Roth qualifie ce sommet de « Vorläuferspitze ».

Ici, l'activité du méristème dorsal cesse plus tôt que celle observée chez *Allium cepa* L. Un méristème intercalaire situé à la base de la très jeune feuille vient relayer ce méristème A_2 et ses divisions très actives contribuent à l'élongation rapide de la partie linéaire formant la majeure partie du « limbe » d'*Allium porrum.*

Enfin, ventralement, un troisième méristème apparaît. A la différence de celui d'*Allium cepa,* il apparaît à un niveau assez bas et il est toujours reconnaissable par ses recloisonnements périclinaux sous-épidermiques. Des divisions aussi bien anticlinales que périclinales aboutissent à la formation d'un massif cellulaire (fig. 51). L'activité du troisième méristème (A_3) s'étend jusqu'à l'assise épidermique correspondante. Celle-ci subit alors à son tour des divisions entraînant un soulèvement des tissus et la formation d'une ligule.

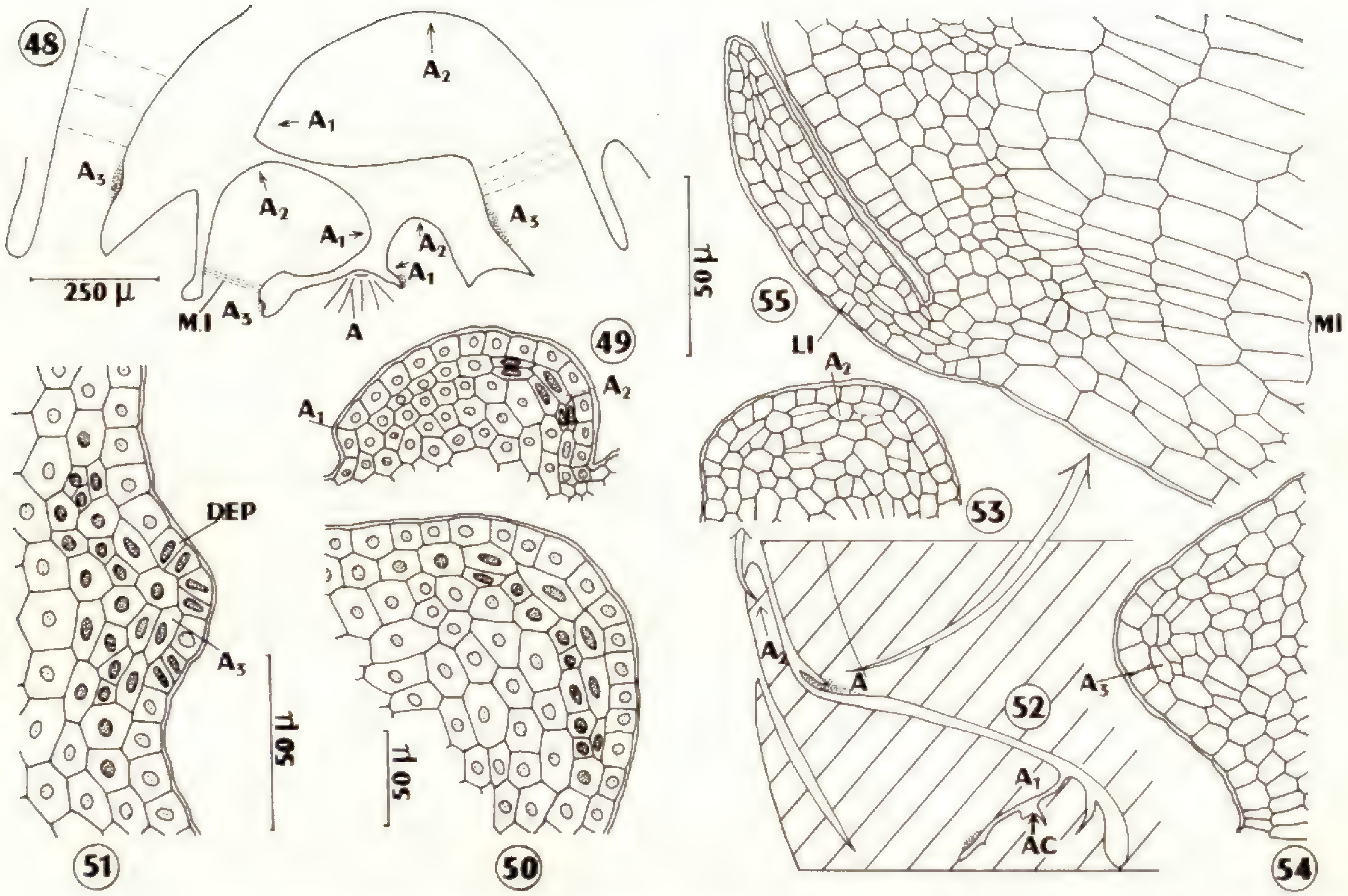


FIG. 48-51. — *Allium porrum* L. : 48, coupe sagittale d'un apex végétatif ; 49, formation de l'apex foliaire dorsal de la jeune ébauche ; 50, stade ultérieur du développement de cet apex dorsal ; 51, coupe sagittale de l'apex ventral d'une jeune feuille (A, apex caulinaire ; A_1, A_2 et A_3, les trois apex foliaires ; D. EP, divisions de l'épiderme ; MI, méristème intercalaire).

FIG. 52-55. — *Juncus obtusiflorus* Ehrh. : 52, coupe sagittale d'un apex végétatif, montrant un primordium et trois ébauches foliaires ; 53, apex dorsal d'une ébauche jeune ; 54, apex ventral de la même ébauche ; 55, « ligule ventrale » et partie de la base du « limbe » d'une ébauche âgée (AC, apex caulinaire ; A_1, A_2 et A_3, les 3 apex foliaires ; LI, « ligule » ; MI, méristème intercalaire).

3. **Autres espèces d'*Allium***

En nous inspirant de la classification des feuilles unifaciales des Monocotylédones donnée par ROTH (1949), nous avons rencontré deux types de feuilles correspondant au type *Allium cepa* L., et au type *Allium porrum*.

a. Feuilles à « limbe » unifacial : *Allium cepa* L., *A. cernuum* Roth, *A. obliquum* L., *A. nutans* L., *A. odorum* L., *A. decipiens* Fisch., *A. montanum* Schmidt, *A. paniculatum* L., caractérisées par :

— un développement foliaire identique à celui d'*Allium cepa* L. ;

— un « limbe » tubulaire à l'état adulte ;

— une ligule d'importance variable, développée, réduite (*A. obliquum* L.), très réduite (*A. odorum* L.) ou à l'état de trace (*A. nutans* L. ; *A. cernuum*).

b. Feuilles à extrémité distale unifaciale : *A. porrum* L., *A. ampeloprasum* L., caractérisées par :

— un développement homologue de celui d'*A. porrum* L. ;

— un « limbe » aplati terminé par un sommet unifacial.

4. Conclusion sur le genre *Allium*

Il nous apparaît donc que, si la feuille d'*Allium* est formée de trois parties apparemment distinctes (la « gaine » cylindrique close, le « limbe » tubulaire ou aplati et terminé par une extrémité unifaciale, et la ligule, distincte ou manquante), elle provient, en réalité, de l'action de trois centres de croissance dans les premiers stades, à savoir : l'apex primordial A_1, l'apex dorsal A_2 et, ultérieurement à ceux-ci, l'apex ventral A_3. Ces trois apex prennent naissance dans l'assise sous-épidermique.

Le premier conduit à la construction de l'ébauche composée d'une gaine et d'un rudiment de limbe ; le second prend naissance sur la face abaxiale de cette ébauche et assurera la formation de la partie unifaciale de la feuille. L'apex ventral (A_3) se développe sur la face adaxiale de la jeune feuille et, contrairement à l'hypothèse de Thielke (1948) et de Roth (1949), ne dérive pas de l'apex A_1. Il est à remarquer que chez *A. porrum* il se forme à un niveau plus bas que chez *A. cepa* où il est beaucoup plus sur le flanc de l'ancien sommet primordial. Dans tous les cas, la ligule n'apparaît qu'après le fonctionnement des deux premiers apex et se traduit morphologiquement par une ligule apparente à la base du « limbe ». Elle résulte de l'activité combinée de l'assise sous-épidermique et de l'assise épidermique correspondante.

Par la suite, un méristème intercalaire situé à la base de la très jeune feuille continuera la croissance en hauteur de la gaine chez *A. cepa* et chez *A. porrum*. Un autre méristème intercalaire, plus distal, aura une position un peu différente dans les feuilles à limbe unifacial en totalité et dans celles dont seule l'extrémité du limbe est unifaciale. Dans les premières (cas d'*A. cepa* L.), il n'affectera que les tissus issus de A_2 soulevant donc un ensemble cellulaire cylindrique (qui deviendra tubulaire par lyse des tissus centraux), le « limbe ». Dans le second cas (*A. porrum* L. par exemple), cette zone de croissance intercalaire intéressera l'ensemble du sommet de l'ébauche foliaire et écartera de la gaine aussi bien le massif cellulaire issu de A_1, que celui originaire de A_2. Il en résultera, entre une brève partie pleine et cylindrique, formée précocement par A_2, et la gaine surmontée par la ligule due à A_3, l'extension d'une bandelette aplatie formant l'essentiel du « limbe » de ces *Allium*. Le prolongement distal d'*A. porrum* est donc homologue de la totalité du limbe d'*A. cepa*.

II. *JUNCUS OBTUSIFLORUS* EHRH.

En coupe sagittale médiane, on constate les mêmes directions de croissance que chez les genres *Allium* et *Iris* (fig. 52). Le primordium foliaire, dont la région basale à valeur de gaine est bien développée et dont la région laminaire reste rudimentaire, est édifié par

un apex A_1 qui, dans l'ébauche, ne se reconnaît plus que par une zone sous-épidermique recloisonnée.

En effet, très tôt, l'apex primordial a cessé de croître, tandis qu'un deuxième apex a pris naissance sur la face dorsale de cette ébauche (fig. 53). Cet apex se distingue par des dédoublements cellulaires de la couche sous-épidermique. Ce phénomène se propage de proche en proche et l'une des assises ainsi constituée se divise anticlinalement. Dans les stades suivants, des séries de divisions dans les deux plans de cloisonnements affecteront cette zone jusqu'à la formation d'un massif cellulaire sous-épidermique, A_2. L'apex A_2 arrête tôt sa croissance. La formation dorsale ainsi édifiée constituera, plus tard, le sommet unifacial de la feuille de *Juncus obtusiflorus*. Par la suite, l'élongation du « limbe » sera assurée par l'activité d'un méristème basal, à laquelle s'ajoutera l'activité du futur méristème ventral.

D'autre part, sur la face adaxiale de la très jeune feuille, apparaissent des recloisonnements cellulaires sous-épidermiques. Il s'agit du méristème ventral A_3. Des divisions anticlinales suivent immédiatement, affectant les assises nouvellement formées (fig. 54). Dans un stade suivant, des séries de divisions dans les deux sens, aussi bien périclinales qu'anticlinales, se feront au niveau de cet apex ventral de façon à élaborer un massif cellulaire sous-épidermique. Au niveau de l'épiderme, on assiste à ce niveau à des recloisonnements anticlinaux. Ces derniers se multiplient et prolifèrent, conduisant ainsi au soulèvement ligulaire, se traduisant morphologiquement par une ligule apparente sur la face antérieure de la feuille (fig. 55 : LI).

Plus tardivement, une zone de croissance intercalaire à la base du soubassement ligulaire se met à fonctionner (fig. 55). Il s'édifie ainsi une importante zone adaxiale correspondant au « méristème ventral » de Roth. Cette zone, très caractéristique, se distingue nettement de la zone centrale à grandes cellules du reste de la feuille.

La feuille cylindrique de *Juncus obtusiflorus* se développe donc, dans les premiers stades, par l'activité de trois apex : A_1, A_2, A_3. L'apex secondaire A_2 arrête tôt sa croissance et constituera plus tard le sommet unifacial ensiforme de la feuille âgée. L'activité du méristème intercalaire basal déterminera la surrection de la partie cylindrique du « limbe » qui est composée de tissus initiés par A_1 et A_2 ,en ce qui concerne sa région abaxiale, et par A_3 pour sa partie ventrale, et repris par ce méristème intercalaire.

LES FEUILLES TERMINÉES PAR UN APEX COURT

Nous avons rencontré de nombreuses feuilles terminées par un apex cylindrique, comme chez *Hyacinthus* (Liliacées), *Sanseverinia* (Agavacées), *Crocus* (Iridacées), et avons suivi l'évolution ontogénique de ces « leaf-apices » depuis les très jeunes feuilles jusqu'au stade adulte, pour essayer d'interpréter leurs rapports avec les autres feuilles unifaciales de Monocotylédones.

I. *HYACINTHUS ORIENTALIS* L.

Formation des feuilles

Hyacinthus produit deux sortes de feuilles :

— les « feuilles-gaines » ou écailles, les premières apparues, constituées par une « gaine » tubulaire et terminées par un limbe très réduit, bien que mesurable sous le binoculaire ;

— de grandes feuilles terminées par un court apex cylindrique. Quand elles sont très jeunes, autour de l'apex végétatif, elles paraissent constituées presque uniquement par la partie unifaciale laminaire.

Des séries de coupes sagittales effectuées à 5 μ montrent que la feuille d'*Hyacinthus* croît également selon trois directions. Le premier apex A_1 arrête tôt son activité après avoir édifié l'ébauche de gaine et un rudiment de limbe, comme dans les cas précédents.

Pendant l'arrêt de divisions de l'apex primaire, des recloisonnements ont lieu dans la couche sous-épidermique de la région dorsale de l'ébauche. Cette activité s'étend aux cellules voisines et des cloisonnements anticlinaux se produisent dans les cellules ainsi dédoublées. Au stade suivant, des divisions dans les deux plans se répéteront jusqu'à constitution d'un massif cellulaire sous-épidermique. Puis l'élongation de cette excroissance dorsale s'arrête par suite de l'arrêt de l'activité de cet apex A_2 ; celui-ci a donc élaboré l'apex unifacial du « limbe » de la feuille adulte.

Notre attention fut également retenue par la présence d'une protubérance, sur la face antérieure de la très jeune feuille, à la limite entre la « gaine » et le « limbe », peu visible en morphologie externe. Elle est caractérisée par des cloisonnements cellulaires périclinaux de la couche sous-épidermique (fig. 57). L'une des cellules ainsi formée est affectée immédiatement de divisions anticlinales édifiant un petit massif cellulaire. Bien que l'activité de ce méristème ventral soit très discrète, elle est visible sur toutes les feuilles.

Par la suite, un méristème intercalaire basal, ainsi formé, assurera l'élongation de toute la partie « laminaire » située au-dessus de A_3 et donnera la partie aplatie de la feuille.

Au fur et à mesure de son fonctionnement, cette zone prendra une prépondérance de plus en plus manifeste et finira par constituer la quasi totalité de la feuille adulte.

L'évolution d'*Hyacinthus romanus* L., *H. azurea* Chouard, *H.* sp. (des jardins) est identique à celle d'*H. orientalis* L. Cependant, l'activité du troisième apex ventral aboutit à un massif cellulaire sous-épidermique plus important. Dans tous les cas, l'épiderme ne présente aucune modification.

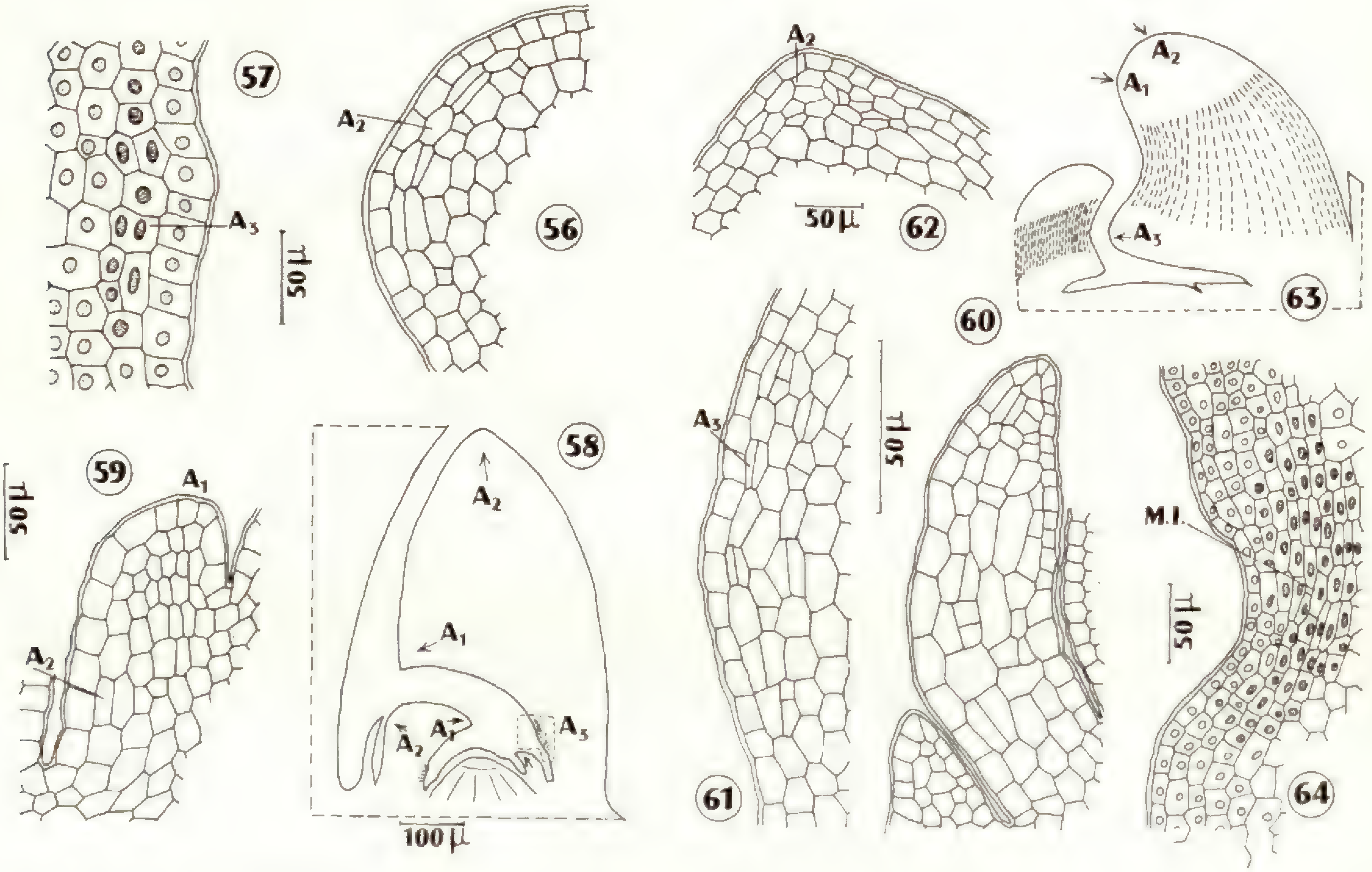


Fig. 56 et 57. — *Hyacinthus orientalis* L. : 56, coupe sagittale de l'apex dorsal d'une ébauche foliaire ; 57, début du développement de l'apex foliaire ventral.

Fig. 58 et 59. — *Sanseverinia* sp. : 58, schéma d'une coupe sagittale de l'apex végétatif ; 59, coupe longitudinale d'un primordium foliaire montrant l'initiation de l'apex dorsal (A_1, A_2 et A_3, les trois apex foliaires).

Fig. 60 et 61. — *Crocus nudiflorus* Sm. : 60, coupe longitudinale d'une jeune ébauche foliaire ; 61, coupe longitudinale du méristème ventral d'une feuille âgée.

Fig. 62. — *Crocus aureus* Sibth., coupe longitudinale de l'apex dorsal d'une jeune feuille.

Fig. 63 et 64. — *Allium cepa* L. : 63, schéma de la coupe longitudinale d'un apex végétatif, indiquant (en pointillés) les zones de croissance intercalaire ; 64, coupe longitudinale montrant le méristème intercalaire, entre les apex A_1 et A_3. (A_1, A_2 et A_3, les trois apex foliaires, MI, méristème intercalaire).

II. *SANSEVERINIA* SP.

Les premières feuilles qui apparaissent sont caractérisées par une « gaine » très embrassante à la base, et terminées par un « limbe » à peine indiqué. Ce sont les écailles externes.

La série suivante constitue les grandes feuilles terminées par un sommet cylindrique, très mince par rapport à celui de *Hyacinthus*, et très court par rapport à la longueur totale de la feuille. En continuant la dissection vers l'apex végétatif, on constate que les très jeunes feuilles sont formées d'une « gaine » très courte et d'un « limbe » assez long, presque entièrement unifacial.

Pour étudier l'ontogénie de la feuille, nous avons eu recours à deux plans de coupes sagittales. En effet, des coupes transversales de bourgeons néoformés à la base de feuilles enterrées ont permis de noter l'existence de deux plans phyllotaxiques faisant entre eux un angle d'environ 55° ; il s'agit d'une phyllotaxie distique, avec une rotation du plan de la distichie entre la 4e et le 5e feuille.

Le premier méristème foliaire A_1 (fig. 59) est caractérisé par des recloisonnements périclinaux ayant provoqué le soulèvement de l'ébauche foliaire. Cette dernière a été façonnée par des séries de divisions anticlinales et périclinales de l'assise sous-épidermique, l'épiderme ayant juste subi les vagues de divisions nécessaires à l'extension de l'épiderme du jeune primordium. Cette activité cesse tôt et ne reprend plus dans la suite du développement de la feuille, si bien que l'apex A_1 a servi à élaborer exclusivement l'ébauche.

On ne peut donc expliquer le développement du « limbe » visible sur toutes les feuilles que par l'intermédiaire de l'activité d'un autre méristème. En effet, une zone méristématique importante se manifeste à la face abaxiale de l'ébauche. Ses cellules se distinguent par leur dédoublement qui s'étendra à cinq niveaux de cellules de l'assise sous-épidermique. Des cloisonnements anticlinaux divisent les nouvelles assises ainsi constituées. Ils assurent l'élongation du « limbe » unifacial de la jeune feuille. Mais on constate que l'activité de cet apex secondaire cesse assez tôt ; il reste inhibé pendant la suite du développement de la feuille. Ce phénomène se manifeste morphologiquement sur les feuilles adultes par la persistance du sommet cylindrique unifacial.

Par la suite, un méristème intercalaire situé à la base du « limbe » unifacial de la très jeune feuille vient relayer le précédent et déclenchera l'élongation du « limbe » linéaire des grandes feuilles.

Nous avons également constaté l'existence d'un troisième méristème, localisé sur la face ventrale de la très jeune feuille, à la frontière « gaine-limbe ». Son développement est identique à celui d'*Hyacinthus orientalis* L. et ne se manifeste pas, non plus, en morphologie externe.

III. *CROCUS NUDIFLORUS* Sm.

Ce genre ne présente aucune espèce à feuille ensiforme, mais l'existence d'un sommet unifacial très court retient notre attention.

Crocus produit, lui aussi, deux sortes de feuilles, comme nous l'avons déjà vu chez *Hyacinthus* et *Sanseverinia* :

— les « feuilles-gaines », formées d'une « gaine » fermée en tube, terminées par un moignon de limbe ;

— les grandes feuilles constituées d'un « limbe » tronqué au sommet, démesurément long par rapport à la « gaine ».

Les coupes sagittales ont dû être réalisées suivant deux plans ; il y a en effet rotation d'environ 90° du plan de distichie entre les feuilles 2 et 3.

Un premier apex foliaire met en place l'ébauche foliaire constituée d'une gaine et d'un rudiment de limbe. Pendant que s'arrête l'activité de l'apex A_1, un deuxième apex se différencie dans l'assise sous-épidermique de la face abaxiale de l'ébauche foliaire. Il se distingue par des dédoublements cellulaires, suivis de divisions anticlinales. Les séries de cloisonnements aussi bien anticlinaux que périclinaux des stades suivants assureront la formation du sommet unifacial court de la feuille. Dans la suite du développement de la feuille, seule l'activité d'un méristème intercalaire basal assurera l'élongation de la région linéaire du « limbe » des grandes feuilles.

Il apparaît enfin un troisième apex localisé à la limite entre « limbe » et « gaine », de la face adaxiale de la feuille. Il est visible aussi bien sur les « feuilles-écailles » que sur les grandes. L'assise sous-épidermique présente à un niveau des dédoublements cellulaires par recloisonnements périclinaux, et l'une, au moins, des assises nouvellement construites, est affectée de recloisonnements anticlinaux. Dans un stade ultérieur, une série de divisions aussi bien périclinales qu'anticlinales conduit à la formation d'un massif cellulaire (fig. 61) non apparent en morphologie externe.

Notons que *C. aureus* Sibth. (fig. 62), et *C. olivieri* J. Gay ont un développement identique à celui qu'on observe chez *C. nudiflorus*.

IV. CONCLUSIONS SUR LES FEUILLES A APEX COURT

L'étude ontogénique montre que les feuilles terminées par un apex cylindrique court assurent leur croissance par l'intermédiaire de trois apex foliaires : A_1 primaire, A_2 dorsal, A_3 ventral.

L'apex dorsal se développe secondairement sur la face dorsale de l'ébauche formée par l'activité de l'apex primaire. Il fonctionne pendant un temps très court et donne l'extrémité distale unifaciale de la feuille, la plus grande partie du « limbe » étant le résultat de l'activité d'un méristème intercalaire basal.

La feuille, morphologiquement dépourvue de ligule, montre, en coupe sagittale, un massif cellulaire provenant de A_3 et caractérisé par des recloisonnements périclinaux. Jusqu'à présent, aucun des Botanistes antérieurs n'a mentionné son existence. Il se manifeste pourtant sur toutes les feuilles, depuis les stades jeunes jusqu'au stade adulte.

Son emplacement est toujours localisé à la base du « limbe », sur la face ventrale de la feuille, c'est-à-dire à l'endroit où l'on observe la protubérance cellulaire des feuilles ensiformes.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Au cours de cette étude nous avons observé le développement de quelques feuilles unifaciales de Monocotylédones depuis les premiers stades jusqu'au stade adulte. Ceci nous amène à les classer en :

— feuilles ensiformes : Iridacées (*Iris*, *Gladiolus*), Cypéracées (*Cladium flexuosum* Clarke), Xyridacées (*Xyris*), Restionacées (*Anarthria*), Juncaginacées (*Tetroncium magellanicum* Willd.), Haemodoracées (*Conostylis*) ;

— feuilles ensiformes terminées par un « limbe » étalé (*Dianella*) ;

— feuilles cylindriques dont un exemple est *Allium cepa* L. ;

— feuilles cylindriques du type *Juncus* ;

— feuilles terminées par un apex unifacial court : *Hyacinthus*, *Sanseverinia*, *Crocus*.

Plusieurs faits ont été retrouvés dans les différentes feuilles étudiées, et surtout l'existence de trois apex foliaires, apparaissant selon l'ordre chronologique suivant : A_1, primordial ; A_2, dorsal ; A_3, ventral. Ces trois apex ont une origine homologue : ils prennent naissance dans l'assise sous-épidermique à partir de recloisonnements périclinaux puis anticlinaux.

Dans tous les cas, le premier apex A_1 cesse assez tôt de se diviser et reste inhibé durant le reste du développement de la feuille. Son activité est donc limitée à la formation d'une ébauche constituée de gaine et de rudiment de limbe, ce dernier étant ce qui donne normalement le vrai limbe.

Pendant l'arrêt de l'activité de l'apex A_1, un deuxième apex se différencie sur un point de la face dorsale de l'ébauche indépendamment de A_1. Il assurera la croissance du « limbe » unifacial, ou de la partie unifaciale du « limbe ».

Un méristème intercalaire reprendra plus tard l'élongation de ce « limbe ».

Il est à remarquer l'apparition, près du sommet de la gaine, et sur la face adaxiale, de l'ébauche d'un méristème, pouvant être caractérisé par un dédoublement localisé de l'assise sous-épidermique par recloisonnements périclinaux, suivi immédiatement de quelques divisions anticlinales des cellules de l'une des assises ainsi formées et des divisions ultérieures aussi bien anticlinales que périclinales, conduisant à la formation d'un petit massif cellulaire.

Ce phénomène est mis en évidence pour la première fois, chez les feuilles ensiformes et les feuilles terminées par un apex court. Il ne se manifeste pas, ou peu, en morphologie externe et correspond à la notion de « soubassement ligulaire », notion définie par Tran Thi Tuyet-Hoa dans les feuilles de Graminées. Il apparaît après que les apex A_1 et A_2 ont fonctionné, et constitue une formation ontogéniquement secondaire.

En dehors de ces caractères communs à l'ensemble des feuilles unifaciales, les apex

foliaires A_2 et A_3 présentent des variations dans l'intensité ou la durée de leur fonctionnement, déterminant ainsi la morphologie externe de la feuille.

L'apex dorsal reste actif jusqu'à ce que la feuille ait atteint son développement final dans les feuilles ensiformes et les feuilles cylindriques du type *Allium cepa*, alors que dans les autres feuilles son activité est très réduite, comme chez *Dianella*, *Allium porrum*, *Juncus obtusiflorus* et dans les feuilles terminées par un apex court (*Hyacinthus*).

Dans le premier cas, il assure l'élaboration complète du « limbe » unifacial, plein et aplati (feuilles ensiformes), ou lacuneux et rond (type *Allium cepa*). Dans le second cas, l'activité limitée de l'apex dorsal se traduit morphologiquement par un sommet distal unifacial, le « Vorläuferspitze » des auteurs allemands ; par la suite, seul un méristème intercalaire basal fonctionnera, assurant l'élongation du « limbe » linéaire jusqu'au stade adulte.

Les feuilles cylindriques offrent, par conséquent, une variation de structure, découlant du fonctionnement de l'apex dorsal. C'est ainsi que les feuilles d'*A. cepa* et d'*A. porrum*, bien qu'ayant un développement identique dans leurs premiers stades, diffèrent par la formation, chez le second, d'un « limbe » linéaire bifacial, produit du méristème intercalaire.

De même, l'arrondissement du « limbe » unifacial d'*Allium cepa* et celui de *Juncus obtusiflorus* diffèrent. En effet, bien que ces « limbes » se ressemblent morphologiquement, leur processus de formation n'est pas semblable ontogéniquement. Chez le premier, l'arrondissement de la lame résulte d'un phénomène schizogène. En effet, à la périphérie du « limbe » d'une jeune feuille se différencient deux ou trois couches qui s'allongent radialement ; comme le parenchyme interne spongieux ne supporte pas la poussée de ces cellules périphériques, il se déchire en laissant des lacunes et, finalement, il se forme une cavité centrale.

Chez *Juncus obtusiflorus*, la feuille est constituée d'un sommet unifacial ensiforme très court, porté par un « limbe » unifacial. L'arrondissement de ce dernier résulte de l'activité d'un tissu ventral issu du méristème A_3 et qui s'étend sur la face adaxiale de la lame.

Il est facile, à partir de ces différents exemples, d'établir tout un système d'homologies. C'est ainsi que la « lame » unifaciale des feuilles ensiformes et des feuilles cylindriques du type *Allium cepa* est homologue du sommet unifacial en carène d'*A. porrum*, de *Juncus obtusiflorus* et enfin de l'apex cylindrique unifacial terminant les feuilles d'*Hyacinthus*. Dans tous les cas, la partie unifaciale constitue une excroissance dorsale de l'ébauche foliaire (formée par le premier apex A_1), excroissance due à l'activité de l'apex A_2.

Au niveau de l'apex ventral A_3, les différences rencontrées tiennent également à des variations d'intensité ou de durée de fonctionnement.

L'apex A_3 peut limiter son activité au niveau de l'assise sous-épidermique, conduisant ainsi à la formation d'un « soubassement ligulaire » que nous avons observé chez les genres et les espèces à feuilles ensiformes et chez les feuilles terminées par un apex court (*Hyacinthus*, *Sanseverinia*, *Crocus*).

Il peut étendre ses divisions jusqu'au niveau de l'épiderme recouvrant le « soubassement ligulaire ». Il résulte ainsi une prolifération ligulaire se traduisant morphologiquement par une ligule apparente [cas des feuilles cylindriques (type *Allium*, type *Juncus obtusiflorus*), et de quelques feuilles ensiformes (*Xyris decipiens*, *X. anceps*, *Anarthria laevis*)].

L'apex A_3 peut aussi contribuer à l'édification d'une zone méristématique située sur la face ventrale de la feuille. Cette zone se forme à partir d'un méristème intercalaire agissant sur le « soubassement ligulaire » qu'il avait formé (cas du *Juncus obtusiflorus*).

Examinons ces résultats en fonction de ceux connus jusqu'ici.

Notons d'abord que l'existence de trois apex foliaires dans les feuilles de ce type n'a jamais été mentionnée dans la littérature. Ceci nous amène à réviser l'opinion jusqu'ici admise sur les directions de croissance de la feuille unifaciale. Il n'est pas impossible que quelques feuilles de Dicotylédones puissent présenter une ontogenèse comparable. Citons ici le cas de *Rhombophyllum dolabriforme* (Aizoacées), dont la feuille présente trois apex superposés visibles en morphologie externe (cf. fig. 942, IV et V de Troll, 1939) et, probablement, de certains *Saxifraga* du type *S. retusa* (cf. Lazniewski, 1896).

Par ailleurs, le « limbe » unifacial des feuilles de Monocotylédones a été le sujet de nombreuses interprétations. S'accordent-elles avec nos observations ?

Pour le cas des feuilles ensiformes, Chermezon (1929) avait émis l'hypothèse suivante : « la disposition ensiforme suppose vraisemblablement le concours lors du développement de l'ébauche foliaire de... déplacement dorsal du point de croissance » ; en réalité, nos observations montrent qu'il n'y a pas de déplacement de l'apex foliaire au cours de l'ontogénie mais bien apparition de nouveaux apex qui ne semblent pas dériver directement de l'apex A_1.

Plus récemment Guédès (1967) adopte une autre interprétation de la feuille ensiforme des Iridacées. Il reprend le concept de stipule médiane de Troll (1939), formation résultant de l' « union de deux proliférations en oreillettes de la région distale de la gaine ». Dans le cas des Iris, la lame ensiforme serait alors le « limbe (qui) naît après et apparemment sur le dos de la stipule médiane ». Rien dans l'ontogénie n'indique la possibilité d'une telle union, et le besoin de faire intervenir la si commode notion de développement proleptique ne plaide pas en faveur de cette hypothèse. D'autre part, l'existence constante d'un troisième apex la contredit formellement. En effet, les « proliférations en oreillettes de la région distale de la gaine » devraient s'unir, dans cette hypothèse, pour former, d'une part la ligule que nous avons observée (originaire de A_3) et d'autre part la « stipule médiane » (provenant de A_1) ; il est évident que deux organes latéraux pairs ne peuvent se rejoindre par leur marge, pour donner simultanément deux organes impairs superposés, d'origine ontogénique différente.

En ce qui concerne les feuilles cylindriques, Roth (1949) interprète la feuille unifaciale de *Juncus obtusiflorus* comme résultant de l'activité combinée de l'apex primaire A_1 et d'un apex ventral. Elle la qualifie de feuille « monopodiale » en opposition avec les feuilles « sympodiales » d'*Allium* et d'*Iris*. Cette hypothèse ne correspond guère avec la marche ontogénique et n'explique pas la morphologie externe de la feuille adulte. En effet, celle-ci est formée d'un sommet plein et aplati résultant de l'activité réduite de l'apex dorsal et d'une partie creuse et cylindrique, d'origine différente.

En ce qui concerne les feuilles d'*Allium*, nous repoussons l'hypothèse de Thielke (1948) selon laquelle la « lame » (« Spreite ») de la feuille d'*A. cepa* est l'équivalent du « limbe » entier de la feuille d'*A. porrum*. Pour cet auteur, la feuille d'*A. porrum* n'aurait subi ici qu'un aplatissement transversal et la pointe terminale en forme de carène correspondrait à une complication de nature tertiaire. L'étude ontogénique montre que le « limbe » unifacial (« Rundspreite » de Roth) d'*A. cepa* correspond au sommet unifacial (« Vorläuferspitze ») d'*A. porrum*, tous les deux étant le produit de l'activité d'un apex dorsal, activité continue chez le premier, et réduite chez le deuxième. Ces résultats rejoignent les observations de Roth (1949) : « Dieser dorsale Auswuchs kann entweder eine sog. « uni-

faziale » massive Vorläuferspitze bei geringen Längenwachstum oder ein « unifaziales » Oberblatt hervorbringen » (p. 330).

Nous constatons donc que la zone arrondie des feuilles (aussi bien la « Spreite » d'*A. cepa*, que la « Vorläuferspitze » d'*A. porrum*) ne résulte pas d'un rapprochement des bords de la feuille, hypothèse souvent émise pour expliquer la naissance des organes cylindriques.

Quant aux feuilles terminées par un apex cylindrique court, l'interprétation de Guédès (1965) considérant le mucron terminal de la feuille de la Jacinthe ou de la Tulipe comme issu de « l'union des lames antérieure et postérieure », ne concorde nullement avec les faits observables. De même, l'interprétation morphologique d'Arber, selon laquelle ce genre de feuilles ne présente pas de vrai « lamina », ne nous paraît pas admissible. En effet, ce sommet cylindrique court est le résultat de l'activité d'un apex secondaire dorsal, identique à celui qui a donné naissance au « limbe » unifacial des feuilles ensiformes et à celui des feuilles cylindriques. Il représente donc une entité morphologique bien distincte.

En ce qui concerne le troisième apex foliaire, ventral, nous avons rencontré de moins nombreux écrits, bien qu'il soit présent sur toutes les formes de feuilles que nous avons étudiées.

Leur mode d'initiation sur les feuilles cylindriques fut l'objet d'une vive discussion. C'est ainsi que Roth (1949) expliquait que le méristème ventral (A_3) d'*Allium cepa* se développait à partir de l'apex primaire (A_1) contrairement à celui d'*A. porrum* qui se formait indépendamment de l'apex A_1, sur la face antérieure de la « gaine ». Elle interprétait donc la ligule de la première espèce comme la continuation du sommet primaire. Par ailleurs, cet auteur homologue la ligule à la « Medianstipel » des Dicotylédones. Thielke (1948) pensait que la place du sommet primaire (A_1) d'*A. porrum* ne se déterminerait plus en morphologie externe que par la ligule, ce qui suppose que la ligule d'*A. porrum* se développait également à partir de l'apex A_1.

Pour notre compte, le résultat des observations montre que l'apex ventral de ces deux espèces d'*Allium* prend naissance un peu en dessous du sommet de l'ébauche, à la limite entre la gaine et le limbe véritable (qui reste rudimentaire), sur la face adaxiale de la très jeune feuille.

En 1923, Ghose avait supposé que, dans bien des cas, il existe un apex ventral qui peut évoluer en un « limbe », se traduisant par une membrane mince parcourant toute la face ventrale de la feuille (cas tératologique observé chez *Allium ursinum* L.), mais ses observations restent incomplètes.

Aucun de nos prédécesseurs n'a signalé l'existence du troisième apex foliaire sur la face ventrale des feuilles ensiformes et des feuilles terminées par un apex cylindrique court. Seule Roth, en 1949, avait signalé la présence d'une ligule sur les feuilles aplaties d'Iridacées, mais jamais sur les feuilles ensiformes : « Wir dürfen dabei nun nicht vergessen, das es bei den Iridaceen auch nich schwertförmig ausgebildete Flackblätter, zum Beispiel, das von *Rosea purpurea*, das sogar mit einer Ligula ausgestattet ist, wobei man die Ligula derjenigen von *Allium porrum* homolog setzen darf » (p. 329). Nos observations montrent que ce méristème existe toujours, mais qu'il peut rester inhibé, ne se traduisant pas alors en morphologie externe, ce qui rejoint les observations de Tran Thi Tuyet-Hoa sur le « soubassement ligulaire » de certaines feuilles de Graminées.

La feuille « unifaciale » de Monocotylédone présente ainsi une uniformité très remarquable dans le processus de son développement. En effet, elle est « bifaciale » dans les pre-

miers stades de formation. Cette phase correspond à la mise en place d'une ébauche constituée d'une gaine et d'un limbe rudimentaire, puis cette structure s'arrête en faveur de la partie « unifaciale », résultant de la croissance d'un méristème abaxial néoformé. Par conséquent, l'hypothèse de Guédès (1965), selon laquelle l'apex du « phyllome unifacial » des Monocotylédones est le même que celui du « phyllome bifacial » dont il dériverait, ne peut concorder avec les résultats de nos observations. De même, l'hypothèse de Buchenau (1890), reprise par Goebel (1901) et par Adamson (1925), qui voient dans la feuille unifaciale des Joncées une feuille bifaciale avec une « suppression de la partie adaxiale », ne peut plus être soutenue.

Nous constatons donc, d'une part, que des formations morphologiquement différentes telles que les feuilles d'*Iris*, *Juncus*, *Allium*, *Crocus* ont une origine semblable, d'autre part, que des feuilles analogues au stade adulte comme celles d'*Allium cepa* et de *Juncus obtusiflorus* ne sont pas entièrement identiques, le processus d'arrondissement étant différent.

Enfin, du point de vue phylogénique, il est remarquable de constater l'identité de structure des premiers stades ontogéniques de ces feuilles. Bien entendu, il convient maintenant de rechercher si des feuilles de type plus « habituel », la feuille graminéenne par exemple, ne manifestent pas des stades ontogéniques comparables. L'existence de ces trois apex, d'activité variable, aurait alors une valeur plus générale et permettrait d'entrevoir une origine possible de la feuille des Monocotylédones.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADAMSON, R. S., 1924. — Preliminary note on secondary growth in some Iridaceae. *Nature* (London), **114** : 262 *sq.*

— 1925. — On the leaf structure of *Juncus. Ann. Bot.* (London), **39** : 599 *sq.*

ARBER, A., 1920. — On the leaf structure of certain Liliaceae, considered in relation to the phyllode theory. *Ann. Bot.* (London), **34** : 447-465.

— 1921. — The leaf structure of the Iridaceae, considered in relation to the phyllode theory. *Ibid.*, **35** : 301-336.

— 1922. — On the nature of the « blade » in certain Monocotyledonous leaves. *Ibid.*, **36** : 329-351.

— 1922. — On the leaf-tips of certain Monocotyledons. *Linn. Soc. J. Bot.* (London), **45** : 467-476.

— 1925. — Monocotyledons, a morphological study. Codicote, 1 vol. (reprint 1961).

— 1950. — The natural Philosophy of Plant Form. Cambridge, 1 vol.

BAKER, J. G., 1878. — Systema Iridacearum. *Journ. Linn. Soc.*, **16** : 61-180.

BALICKA-IWANOWSKA, G., 1892-1893. — Contributions à l'étude anatomique et systématique du genre *Iris* et des genres voisins. *Arch. Sci. phys. nat.* (Genève), **28** : 413-435 ; **29** : 185-200 et 225-241.

BAUM, H., 1950. — Unifaziale und Subunifaziale Struckturen, im Bereich Blütenhülle und ihre Verwend barkeit für die Homologisierung der Kelch-und Kronblätter. *Öst. bot. Zschr.*, **97** : 1-43.

— 1953. — Ueber unifaziale Griffel und Narben. *Planta*, **42** : 452-460.

BLAU, J. — Vergleichende anatomische Untersuchungen der schweizerischen *Juncus* — Arten. Diss. [Analyse *in* : *Just's Bot. Jahr.*, **33** : 2, 4 (1904-1905)].

BOUREAU, E., 1954-1957. — Anatomie végétale. 3 vol. 330 + (331-517) + (518-752). Paris.

BUCHENAU, F., 1888. — Doppelspreitige Laubblätter. *Ber. deutsch. Bot. Ges.*, **6** : 179-186.

— 1890. — Monographia Juncacearum. *Bot. Jahrb.*, **12**.

BUGNON, P., 1928. — Les bases anatomiques de la théorie de la concrescence congénitale. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **75** : 25 *sq.*

— 1928. — La concrescence congénitale n'est pas encore devenue un fait indiscutable. *Ibid.*, **75** : 740-748.

BUGNON, F., 1963. — La notion de concrescence congénitale et le cas des bourgeons « extra-axillaires » du *Zostera marina* L. *Mém. Soc. bot. Fr.*, **110** : 92-101.

CANDOLLE, A. P. DE, 1813. — Théorie élémentaire de la Botanique. Paris, 1 vol., 512 p.

CANDOLLE, A. DE, 1835. — Introduction à l'étude de la Botanique, ou Traité élémentaire de cette science. Paris, 2 vol.

CANDOLLE, C. DE, 1868. — Théorie de la feuille. *Arch. Sci. Phys. Nat. Genève*, 5e sér., **32**.

CELAKOVSKY, L. J., 1884. — Ueber ideale oder congenitale Vorgänge der Phytomorphologie. *Flora*, **42** : 435-460.

— O listech monofacialnich. *Rozpravy Ceské Akad. Ces. Fr. Jos.*, **12** : 1-40 [Analyse *in* : *Bot. Centralblatt*, **93** : 343-344 (1903)].

Chermezon, H., 1928. — Sur les feuilles ensiformes de quelques Cypéracées. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **186** : 260-262.

— 1929. — Les Cypéracées à feuilles ensiformes. *Archives de Botanique*, **3** (5) : 73-101.

Chodat, R., 1920. — Principes de botanique. 3e édition, revue et augmentée. Paris, 1 vol.

Chodat, R., et G. Balicka-Iwanowska, 1892. — La feuille des Iridées. Essai d'anatomie systématique. *Journ. Bot.* (Paris), **6** : (5-6), 1-27.

Cuvier, G., 1828. — Rapports sur les progrès des sciences naturelles depuis 1789 jusqu'en 1808. Paris (voir **3** : 60).

Dalitzch, M., 1898. — Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Aroïdeen. *Bot. Centralblatt*, **25** : 153 *sq.*

Deinega, V., 1898. — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefässbündel. *Flora*, **85** : 439-498.

Domin, K., 1911. — Morphologische und phylogenetische Studien über Stipularbildungen. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, **24** : 117.

Duchartre, P., 1892. — Observations sur les feuilles ensiformes des Iridées. *Journ. Soc. nat. Hort. France*, série 3, **14** : 556.

Dupuy, P., 1963. — Contribution à l'étude de quelques problèmes de morphologie et de tératologie expérimentale chez les Angiospermes. Thèse, Poitiers, 1 vol.

Dykes, W. R., 1913. — The Genus *Iris*. Cambridge, 245 p.

Duval-Jouve, J., 1871. — Sur quelques tissus des Joncées, des Cypéracées et des Graminées. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **18** : 231.

— 1872. — De quelques *Juncus* à feuilles cloisonnées. *Rev. Sci. Nat.* (Paris), **1** : 117-150.

Eichler, A. W., 1861. — Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes, mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblatt-Bildungen. Marburg. 1 vol., 60 p.

Esau, K., 1962. — Plant Anatomy. New-York. 1 vol., 735 p. (voir p. 454).

Flourens, P., 1842. — Éloge de M. de Candolle. Éloges historiques, 2e sér.

Foster, M., 1892. — Bulbous Irises. Royal. Hort. Society, 86 p.

Gaisberg, E. von, 1922. — Zur Deutung der Monokotylenblätter als Phyllodien, unter besonderer Berücksichtigung der Arbeit von A. Arber : « The phyllode theory of the Monocotyledonous leaf, with special reference anatomical evidence ». *Flora*, N.F., **15** : 177-190.

Gavaudan, P., 1959. — Sur la signification de quelques formes foliaires et la théorie des gradients de sexualisation chez les Angiospermes. *Trav. Lab. Biol. vég.*, Poitiers (12) : 1-11.

Gentner, G., 1905. — Über die Vorläuferspitzen der Monokotylen. *Flora*, **95** : 327-383.

Ghose, S. L., 1923. — An example of leaf-enation in *Allium ursinum* L. *New Phytologist.*, **22** (2).

Gilg, E., 1891. — Beitrage zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der Restiaceae. *Bot. Jahrb.* : 541 *sq.*

Gleason, H. A., and A. Cronquist, 1963. — Manual of vascular Plants of Northeastern United States and adjacent Canada. New Jersey, 1 vol., 810 p.

Glück, H., 1901. — Die Stipulargebilde der Monocotylen. Verh. Naturhist. Med. Verein. Heidelberg, **7** : 1 *sq.*

— 1919. — Blatt — und blütenmorphologische Studien. Jena, 1 vol., 696 p.

Goebel, K., 1883. — Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. *In* : Schenk, Handbuch der Botanik, **2** : 219 *sq.*

— 1901. — Morphologische und biologische Bemerkungen. 10. Über die Bedeutung der Vorläuferspitze bei einigen Monokotylen. *Flora*, **98** : 470-472.

— 1928-1933. — Organographie der Pflanzen. Jena, 3 vol.

Guédès, M., 1965. — Homologies des pièces florales chez *Tulipa gesneriana* L. *Rev. gén. Bot.* (Paris), **72** : 289-322.

— 1965. — Les formations « ligulaires » des pétales des Caryophyllacées-Sinéloïdées. (Sic.). Comparaisons avec la ligule des Graminées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **112** : 164-179.

— 1967. — Stipules médianes et stipules ligulaires chez quelques Liliacées, Joncacées et Cypéracées. *Beitr. Biol. Pfl.*, **43** : 59-103.

Hocquette, M., 1946. — Les fantaisies botaniques de Gœthe. Lille, 1 vol.

Hoffmann, C. A., 1933. — Developmental morphology of *Allium cepa*. *Bot. Gaz.*, **95** : 279-299.

Inamura, S., et M. Hida, 1956. — Dorsiventral structure of unifacial leaves in several *Iris* species. *Bot. Mag.* (Tokyo), **69** : (822), 570-577.

Irmish, T., 1850. — Zur Morphologie der monokotylischen Knollen und Zwiebelgewächse. Berlin.

Knoll, F., 1948. — Entwicklung und morphologische Bedeutung unifazialer Vorläuferspitzen an Monokotylenblättern. *Öst. Bot. Zschr.*, **95** : 163-193.

Lampa, E., 1900. — Untersuchungen über einige Blattformen der Liliaceen. *Öst. Bot. Zschr.*, **50** : 421-425.

Laurent, M., 1904. — Recherches sur le développement des Joncées. Thèse, Paris, 1 vol.

Lazniewski, W. von., 1896. — Beiträge zur Biologie der Alpenpflanzen. *Flora* (Jena), **82** : 224.

Leinfellner, W., 1954. — Beiträge zur Kronblattmorphologie. *Öst. Bot. Zschr.*, **101** : 428-434, 558-565 et 586-591.

Lindman, C. A. M., 1899. — Zur Morphologie und Biologie einiger Blätter und belaubter Sprosse. *Bih. Konig. Sv. Vet. Akad. Handl.*, **25** : 1-63.

Majumdar, G. P., 1956. — Stipules, stipels, ligules and leaf-sheath. *Proc. Ind. Acad. Sci. Bot.*, **43** : 9-22.

Massart, J., 1894. — La récapitulation et l'innovation en embryologie végétale. *Bull. Soc. Roy. Belgique*, **22** : 252.

Menz, I., 1910. — Anatomie der Gattung *Allium* ecc. Sitzungsber. *Akad. Wissenschaften* (Wien), **119**.

Metcalfe, C. R., 1969. — Anatomy as an aid to classifying the Cyperaceae. *Amer. J. Bot.*, **56** (7) : 782-790.

Metcalfe, C. R., et M. Gregory, 1964. — Some new descriptive terms for Cyperaceae with a discussion of variations in leaf form noted in the family. *Notes Jodrell Lab.* (Kew), 11 p. ronéo.

Naudin, C., 1842. — Résumé de quelques observations sur le développement des organes appendiculaires des végétaux. *Ann. Sci. nat.* (Paris), 2e sér., Bot., **18** : 360.

— 1844. — Nouvelles recherches sur le développement des axes et des appendices chez les végétaux. *Ann. Sci. Nat.* (Paris), 3e sér., Bot., **1** : 162-176.

Plantefol, L., 1965. — A propos d'une note récente de M. Guédès. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **260** : 945-949.

Raynal, J., 1968. — Une nouvelle espèce de *Senecio* à feuilles unifaciales. *Adansonia*, n. sér., **2** : 431-434.

Ross, H., 1892-1893. — Anatomia comparata delle foglie delle Iridee, studio anatomico-sistematico. *Malpighia*, **6** : 90-116, 179-205 et **7** : 349 *sq.*

Roth, I., 1949. — Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes, mit besonderer Berücksichtigung von Stipular-und Ligular-bildungen. *Planta*, **37** : 299-336.

Rüdiger, W., 1939. — Die Sprossvegetationspunkte einiger Monocotylen. *Beitr. Biol. Pfl.*, **26** (3) : 401-443.

Saint-Hilaire, A. de, 1840. — Leçons de Botanique. Paris, 1 vol., 930 p.

SARGANT, E., 1903. — A theory of the original of Monocotyledons founded on the structure of their seedlings. *Ann. Bot.*, **17** : 1-92.

SCHLICKUM, A., 1896. — Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen der Monocotylen. *Bibl. Bot.*, **6** : 1.

SCHNELL, R., 1965. — La feuille, unité morphologique ou organe complexe. *Cahiers Études biol.* (Lyon), (13-15) : 157-170.

SCHULZE, R., 1893. — Beiträge zur Vergleichen Anatomie der Liliaceen, Haemodoraceen, Hypoxidoideen und Velloziaceen. *Bot. Jahrb.*, **17** : 295 *sq.*

SOLEREDER, H., und F. JURGEN MEYER, 1928. — Systematische Anatomie der Monocotyledonen. Berlin [voir **3** : 140].

THIELKE, C., 1948. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte unifazialer Blätter. *Planta*, **36** : 154 *sq.*

TRAN THI TUYET-HOA, 1968. — La notion de ligule latente. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **115** : 63-76.

— Remarques sur la lemme du *Triticum aestivum* L. *Bull. Soc. Bot. Fr.* (1-2) (*sous presse*).

TRÉCUL, A., 1853. — Mémoire sur la formation des feuilles. *Ann. Sci. Nat.* (Paris), 3e sér., Bot., **20** : 235.

— 1880. — Formation des feuilles et apparition de leurs premiers vaisseaux chez les *Iris, Allium, Funckia, Hemerocalis, C. r. Acad. Sci., Paris,* **90** : 1047-1053.

TROLL, W., 1932. — Über Diplophyllie und verwandte Erscheinung in der Blattbildung. *Planta*, **15** : 356-406.

— 1939. — Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. (Voir **2** : 1165).

— 1949. — Die Stiel-Spreiten Relation. *Die Naturwissenschaften*, **36** : 33-338.

— 1955. — Über den morphologischen Wert der sogenannten Vorläuferspitze von Monokotylenblättern. *Beitr. Biol. Pfl.*, **31** : 525-558.

TROLL, W., et H. J. MEYER, 1955. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Zustandekommen unifazialer Blattstrukturen. *Planta*, **46** : 286-360.

VAN TIEGHEM, P., 1891. — Traité de Botanique. 2e édition, 1855 p. (voir p. 300).

VELENOVSKY, J., 1905-1915. — Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prague. 4 vol., 278 + 734 + 1211 + 224 p.

WARDLAW, C. W., 1965. — Leaves and buds : mecanisms of local induction in plant growth. *In* : *Cell differentiation Morph. intern. Lecture Course* (Wageningen).

Manuscrit déposé le 18 janvier 1972.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 46, mai-juin 1972.
Botanique 2 : 29-69.

Achevé d'imprimer le 30 décembre 1972.

IMPRIMERIE NATIONALE

2 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

MISSOURI BOTANICAL
MAR 2 8 1973
GARDEN LIBRARY

botanique

3

N° 47 MAI - JUIN 1972

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr. M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements :

Abonnement Général : France, 260 F ; Étranger, 286 F.

Zoologie : France, 200 F ; Étranger, 220 F.

Sciences de la Terre : France, 50 F ; Étranger, 55 F.

Sciences de l'Homme : France, 45 F ; Étranger, 50 F.

Botanique : France, 40 F ; Étranger, 44 F.

Sciences Physico-Chimique : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, n° 47, mai-juin 1972, Botanique 3

SOMMAIRE

Henri Humbert. — Espèces nouvelles de *Begonia* de Madagascar 75

André Guillaumin. — Deschamps botaniste herborisant en Nouvelle-Calédonie en 1793 85

Espèces nouvelles de *Begonia* de Madagascar

par Henri HUMBERT †

AVANT-PROPOS

Le Professeur HUMBERT a consacré sa vie à l'étude de la flore de Madagascar. La tâche est énorme et n'est pas sur le point d'être terminée. Spécialiste des Composées, H. HUMBERT a mené à bien un monumental travail, paru avant sa mort, sur les plantes de cette famille. Mais il s'était aussi intéressé de très près à d'autres groupes, en particulier aux familles des Pédaliacées, Gesnériacées, Balsaminacées, Bégoniacées, Gentianacées. S'il a publié de nombreuses notes à leur sujet, il n'a pu malheureusement mener leur étude à son terme. Il est nécessaire maintenant de la reprendre et de la conclure. C'est ce qui a déjà été fait pour les Pédaliacées et les Gesnériacées, cette dernière étude avec le concours de B. L. BURTT, d'Édimbourg, spécialiste de cette famille. C'est ce qui va être entrepris pour les Balsaminacées pour lesquelles le Professeur HUMBERT a laissé un important manuscrit que le Dr LAUNERT, du British Museum, spécialiste des *Impatiens* pour l'Afrique, se propose de mettre au point.

Pour ce qui est des Bégoniacées, leur étude est beaucoup moins avancée, et le Professeur HUMBERT n'a pas laissé de manuscrit à leur sujet. Cependant, ayant examiné de près un certain nombre d'espèces, il était arrivé à la conclusion qu'elles étaient nouvelles et il avait rédigé les diagnoses et fait exécuter les dessins de certaines d'entre elles. Nous pensons qu'il est nécessaire, en attendant une étude complète de la famille, de publier ces espèces nouvelles afin qu'elles soient dès maintenant connues des botanistes s'intéressant à la flore malgache et des spécialistes du genre *Begonia* des autres régions.

J. BOSSER et M. KERAUDREN-AYMONIN.

Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.

Begonia androrangensis sp. nov.

Herba acaulis glabra, rhizomate tuberoso crasso (1-3 cm lato). Folium unicum solo procumbente, limbo crasso supra obscure viridi, subtus purpurascente, semiorbiculari, subaequilaterali, apice nonnunquam leviter protracto et acuto, basi cordato, palmatinervio, nervis praecipuis 7 ad mediam longitudinem bi-tri-furcatis, inter se et reticulo tertiario tenuissimo anastomosatis, petiolo brevi (1-7 cm longo), stipulis lanceolatis acutis (ca. 5 mm longis). Inflorescentia solitaria pedunculo communi 3-5 cm longo, gracili, in dichasium desinente ; dichasium floribus saepe omnibus ♂ constante vel floribus 10-12 quarum 1 ♀, bracteis axillantibus oppositis minutis, lanceolatis, caducis, ad nodos praedito. Flores pro rata minimi, pedicellis gracillimis 2-7 mm longis, tepalis albis. Florum ♂ tepala 4, oblonga, 4-5 mm longa, stamina circiter 12, filamentis in columnam ca. 0,5 mm longam cohaerentibus, supra secus eamdem longitudinem liberis, antherae (1 mm longae) lateraliter paulo inflexae, apice obtusae, connectivo paulo dilatato obscuro, vix prominente. Florum ♀ tepala 6, oblonga, 3 exteriora (sepala) 5-6 mm longa, interiora (petala) paulo majora et angustiora, leviter inaequalia (7-10 mm longa), styli 3 (3 mm longi), crassi, basi cohaerentes, stigmatibus capitatis in arcum crassum, papillosum, transverse dispositum, ante vix bilobatum, retro distincte bilobatum. Ovarium oblongum (7 mm longum), paulo compressum, nervo medio solo distincto utraque facie percurso, ala majore subtriangulari (4 mm lata) angulo exteriore obtuso, transverse tenuiter venulosa. — Fig. 1, 1-5.

Typus speciei : *Humbert* 24106, Madagascar, Est, vallée inférieure de l'Androranga, affluent de la Bemarivo du Nord, au mont Anjenabe (près d'Antongondrika) (P).

Écologie : sur rochers (gneiss) en forêt ombrophile ; alt. : 600-800 m ; fl. novembre.

Begonia antaisaka sp. nov.

Planta gracilis erecta, monopodialis, omnino glabra, caule erecto (1,5-3 dm alto, ca. 2 mm crasso), ad basim leviter lignoso, ramoso, laete rubro, basi saepius breviter geniculato et radicante a rhizomate tuberifero, tuberculis nonnullis viridibus chlorophylliferis parvis, subglobosis (ca. 5 mm diam.) passim instructo, internodiis plerisque ca. 2 cm longis, superioribus paulo brevioribus. Folia membranacea, tenerrima, disticha (fere in planum unicum verticalem disposita), limbo anguste lanceolato (2-6 cm longo, 0,5-1 cm lato), viridi, a triente inferiore ad apicem acutissimum sensim attenuato, ad basim cuneatam brevius attenuato, leviter et laxe serrulato vel tantum mucronulato, petiolo brevi (3-10 mm longo), pinnatinervio ; nervo medio validiore subtus prominente, nervis secundariis valde obliquis, 5-10 utroque latere, reticulo tertiario laxo anastomosatis ; stipulae scariosae lanceolato-acutae, basi cordatae, semiamplexicaules (4-6 mm longae, 1,5-3 mm ad trientem inferiorem longitudinis latae). Inflorescentiae axillares et terminales, masculae 1-2-florae, femineae 1-florae ; pedunculi internodiis ca. 2 cm longis, bracteis minutis lanceolatis binis onustis. Flores minimi : florum ♂ pedunculi ultimi 4-10 mm longi, pedicelli tenuissimi (10-12 mm longi), tepala 4, exteriora ovata (3,5 mm longa, 2 mm lata), exterius rubra, intus alba, interiora angustiora ; stamina ca. 15, filamentis in columnam ca. 1 mm longam connatis, altius liberis (secus 1 mm longitudinis) ; antherae (vix 1 mm longae) basi et apice obtusae ; florum ♀ pedunculi ultimi ca. 10 mm longi, pedicelli ca. 15 mm ; tepala 5, exteriora ovata (ca. 4 mm longa, 2,5 mm lata ; interiora paulo minora et angustiora, albo-rosea ; styli 3, liberi, apice bifidi. Ovarium fusiforme (2 cm longum), ut tota planta glabrum, anguste 3-alatum. Capsula leviter nutans, oblongolanceolata (2-2,5 × 0,8-1 cm), applanata, ambitu fusiformis, 3-alata, alis (septis) subaequalibus

ca. 2 mm latis, apice acuta, basi decurrenti alarum secus partem superiorem pedicelli cuneata, utraque facie nervo medio valido et nervis lateralibus fere divaricatis 8-12 utroque latere inter se et cum venulis alarum anastomosatis ornato ; pedicello gracili ad 2 cm longo. Semina oblonga minute reticulata.

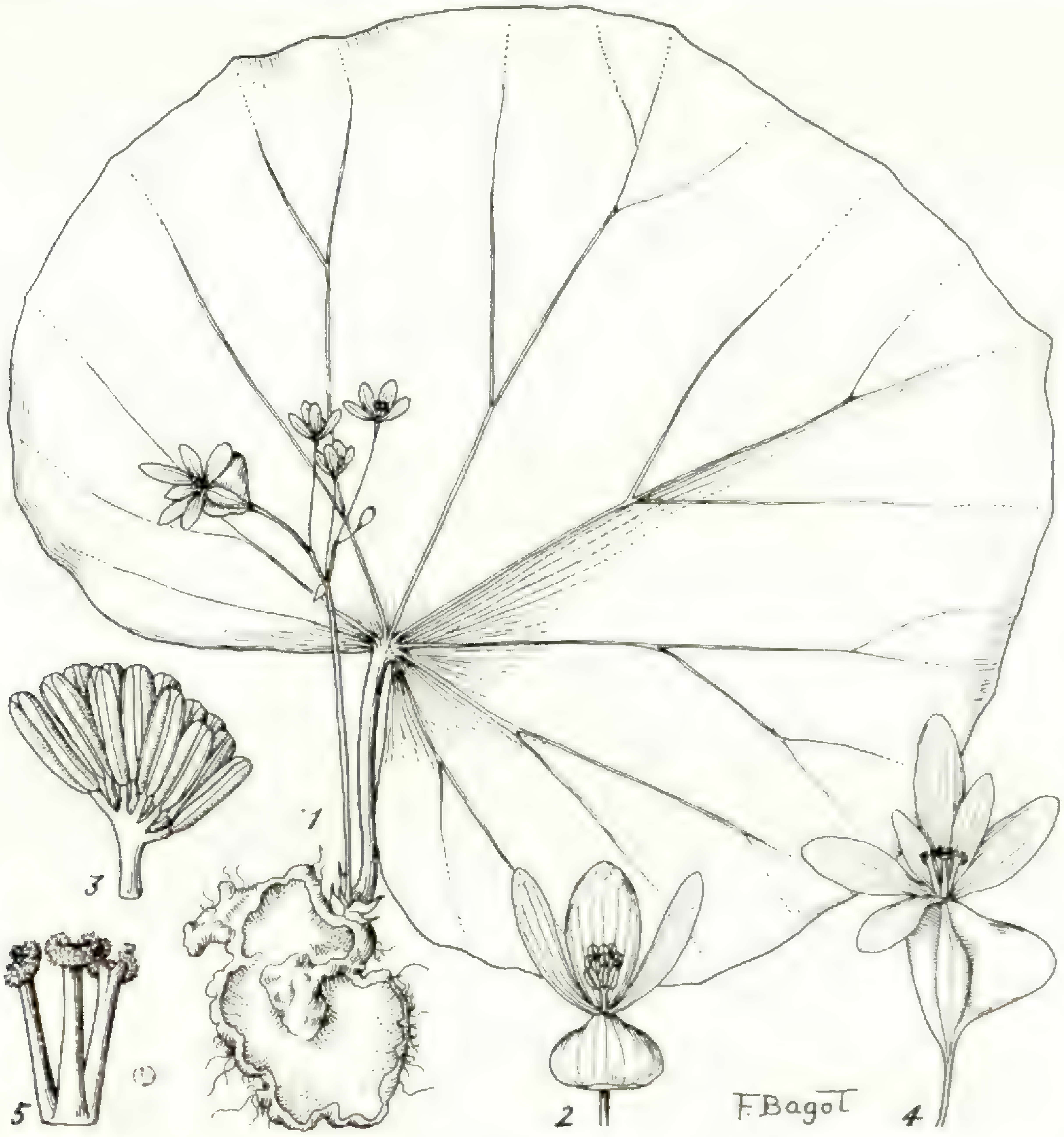


Fig. 1. — *Begonia androrangensis* sp. nov. : 1, port × 2/3 (*Humbert* 24106) ; 2, fleur ♂ × 2 ; 3, androcée × 8 ; 4, fleur ♀ × 2 ; 5, styles × 8.

Typus speciei : *Humbert* 20510, Madagascar, Sud-Est, vallée du Mandrare, affluent de la Manampanihy, montagne au sud de Tanandava, 11-16 mars 1947 (P).

Écologie : rochers siliceux (granite) en forêt ombrophile ; entre 300 et 550 m alt. ; fl. mars.

Begonia antongilensis sp. nov.

Herba parva perennis, tuberosa, tuberculo irregulari a rhizomate procedente, saepius pluricaulis, caulibus gracilibus saepius simplicibus ca. 1 dm altis, glabris vel pilis fuscis sparsis prae-

ditis. Folia pro rata ampla, late lanceolata limbo viridi e triente inferiore ad apicem acutum vel acuminatum attenuato, basi cordato (6-10 cm longo, 2,5-4,5 cm lato), integro utraque pagina glabro, pinnatinervio, nervo medio crassiusculo subtus prominenti, nervis secundariis 4-8 utroque latere, inferioribus ad basim approximatis, subradiantibus, caeteris obliquis, reticulo tertiario anastomosatis ; petiolus mediam longitudinem limbi circiter aequans, glaber vel minute et sparsim praeditus ; stipulae scariosae, lanceolatae, acuminatae (ca. 5 mm longae). Inflorescentiae axillares, pedunculo 4-10 cm longo, nudo, in dichasia pauciflora brevia instructa. Florum ♂ pedicelli 5-8 mm longi ; tepala 4, rosea, elliptica (8-10 mm longa, 4-8 mm lata), interiora minora, angustiora ; stamina ± 15, filamentis in columnam 1-2 mm longam connatis, altius breviter liberis secus partem superiorem columnae leviter curvatae ; antherae (2 mm longae) basi et apice obtusae. Florum ♀ pedicelli 4-10 mm longi, tepala 6, rosea, iis florum ♂ fere similia ; styli 3 (4-5 mm longi) in columnam plus minusve altam (1/4-1/2 longitudinis) connati, apice bifidi, stigmatibus in arcum crassum papillosum transverse dispositum, utroque latere semel tortis. Ovarium 3-alatum, alis 2 majoribus (4 mm latis), subtriangularibus, lateraliter obtusis. — Fig. 2, 1-7.

Fig. 2. — *Begonia antongilensis* sp. nov. : 1, port × 2/3 (*Perrier de la Bâthie* 6658) ; 2, feuille (var. *cuneata*) × 2/3 (*Perrier de la Bâthie* 6659) ; 3, fleur ♂ × 3 ; 4, androcée × 3 (de profil) ; 5, fleur ♀ × 3 ; 6, style × 3 (face postérieure) ; 7, fruits × 2/3 (*Perrier de la Bâthie* 6666).

Typus speciei : *Perrier de la Bâthie* 6666, Madagascar, Est, baie d'Antongil, Rantabe (P). Autre échantillon rapporté à cette espèce : *Perrier* 6658, même localité.

Écologie : sur rocailles gneissiques en forêt ombrophile, jusque vers 500 m alt. : fl. octobre.

Var. **cuneata** var. nov.

A praecedenti (var. *antongilensis*) differt foliis angustioribus, limbo ad basim cuneato.

Typus speciei : *Perrier de la Bâthie* 6665, Madagascar, environs de la baie d'Antongil à Rantabe (P).

Écologie : mêmes stations que l'espèce type.

Observations : Ces deux variétés croissent en peuplements distincts jamais mélangés (Perr. in schedula). Autre échantillon rapporté à cette variété : *Perrier de la Bâthie* 6659, rivière Simiane, côte est.

Begonia betsimisaraka sp. nov.

Herba breviter caulescens, internodiis caulium nonnunquam leviter lignosis, rhizomatosa. Rhizoma repens gracile (ca. 3 mm diam.), ramosum, basi caulium saepius tuberosum (tuberculis 6-15 mm diam.), caulibus erectis vel basi prostratis et ad nodos radicantibus, internodiis (2-6 cm longis), glabris. Folia ad nodos pleraque singula, limbo aequilaterali aut vix dissymmetrico, late lanceolato (6-15 cm longo, 3-10 cm lato), e quarto inferiore longitudinis ad apicem acutum sensim attenuato, basi cordato, margine dupliciter dentato, dentibus acutis obliquis, majoribus et minoribus alternatis, rarius fere integro, utraque pagina glabro, vel facie superiore minutissime scabrido (pilis spiculiformibus 0,2 mm longis tecto), a basi pinnatinervio, nervis praecipuis saepius 7 (vel 5-9), parce et oblique ramosis, inter se et reticulo tertiario anastomosatis (6-10 mm longis), petiolo longitudinem limbi circiter aequante, vel longiore, stipulis lanceolatis acutissimis (ca. 8 mm longis), scariosis. Inflorescentiae axillares saepius 1-florae vel 2-5 florae, pedunculo communi scapiformi nudo, glabro (6-25 cm longo), in ramulum unicum internodio solo (0,5-2 cm longo) constante, vel rarius in dichasium seu valde reductum, seu multiramosum et multiflorum desinente ; floris ♂ vel ♀ pedicellus proprius 0,5-2 cm longus. Florum mensurae valde variabiles, id est modicae vel magnae : florum ♂ tepala 4, oblonga, exteriora (sepala) majora (10-28 mm longa, 3-18 mm lata), exterius rubra, supra albo-rosea, interiora (petala) paulo minora, angustiora, albo-rosea ; stamina ± 30, filamentis in columnam brevem inferne cohaerentibus, superius secus dimidiam longitudinem antherarum liberis, antherae introrsae apice obtusae (2 mm longae). Florum ♀ tepala saepius 4, nonnunquam 5 vel 6, exteriora 2-3, rubra, oblonga (10-20 mm longa, 4-10 mm lata), interiora albo-rosea paulo breviora et angustiora, styli 3 (4 mm longi), inferne in columnam (1-3 mm altam) cohaerentes, bifurcati, stigmatibus crassis, papillosis, in arcum semi-circularem transversum, utraque extremitate involutum et semel tortum ; ovarium oblongum (ca. 6 mm longum), nervo medio solo distincto, trialatum, alis 3 inaequalibus, quarum una latior subtriangularis lateraliter expansa (3-5 mm lata), angulo externo obtuso vel subacuto, ceterae secus marginem curvatae, una angustissima, tertia latitudine intermedia. Capsula ovata (ca. 15 mm longa), leviter compressa utroque lateri nervo medio solo parum distincto percursa ; ala major fere triangularis (9 mm lata) laevis, cristam verticalem lateri superiori capsulae transverse inflexae formans.

Typus speciei ♀ *Humbert* 22298 (avec *Capuron*), Madagascar, massif du Marojejy, Nord-Est (P).

Autres échantillons rapportés à cette espèce : Massif du Marojejy, *Humbert* 22480 ; massif de l'Anjanaharibe (haute Andramonta, bassin de la Lokoho, à l'ouest d'Andapa, *Humbert* 24468 (avec *G. Cours*) ; rivière Anove, *Perrier de la Bâthie* 6667 ; entre Moramanga et Nosibe (Anosibe), *Perrier* 18065 ; haute vallée de la Rienana (bassin du Matitanana, *Humbert* 3502, *Heim* sans numéro ; massif de l'Ikongo, province de Farafangana *Decary* 5757 ; massif du Beampingaratra, dans la vallée de la Maloto, *Humbert* 6256.

Écologie : forêt ombrophile dans toute la longueur des confins du domaine de l'est et du centre, entre 600 et 1 400 m alt. ; fl. octobre-décembre.

Begonia lokobeensis sp. nov.

Herba erecta, monopodialis, radicibus gracilibus fasciculatis, caule erecto (1,5-2,5 dm alto, ca. 2 mm ad basim crasso), glabro, internodiis 2-3 cm longis, ramoso. Folia membranacea tenerrima, limbo basi valde dissymmetrico, in ambitu late lanceolato (4-6 cm longo) a triente inferiore (1,5-2,5 cm lato) ad apicem acutum attenuato, uno latere basi semi-orbiculari, altero breviore et cuneato, dupliciter dentato, dentibus mucronatis, facie superiore et secus petiolum (ca. 1 cm longum) pilis minimis spiculiformibus, basi dilatatis, laxe instructo, nervo medio subtus ad basim prominenti, nervis secundariis inferioribus confertis, radiantibus, caeteris valde obliquis, parum numerosis, reticulo tertiario creberrimo anastomosatis ; stipulae scariosae, lanceolatae, acuminatae, basi cordatae (ca. 6 mm longae, 3 mm latae). Inflorescentiae axillares, pleraeque masculae, nonnullae femineae vel mixtae (?) ; pedunculi (ca. 3 cm longi) simplices vel apice bifurcati, bracteis minimis binis apice praediti. Flores minimi : florum ♂ pedicelli 2-3 mm longi, tepala 2, suborbicularia, basi cordata (ca. 3 mm longa et lata), stamina ca. 10, filamentis inferne inaequaliter coherentibus nec columnam nudam formantibus, superne secus ± 0,3 mm liberis, antherae 0,6 mm longae basi obtusae connectivo rotundato apice leviter producto ; florum ♀ pedicelli ca. 4 mm longi, tepala 5, oblonga, exteriora ca. 2,5 mm longa, 1,3 mm lata, interiora vix minora ; styli 3 (ca. 1 mm longi), crassi ima basi connati, ad mediam longitudinem bifidi, ramis papillosis ; ovarium (2 mm longum) late trialatum (2,5 mm latum alis inclusis), glabrum. Capsula leviter nutans, praeter alas elliptica (ca. 7 mm longa, 5 mm lata), applanata, utraque facie nervo medio prominulo instructa, alis 3 inaequalibus (una major ad 5 mm lata, fere semi-orbicularis vel lateraliter paulo protracta), ambitu conjuncte suborbicularibus, venulis reticulatis prominentibus ornatis ; pedicello gracili 5-6 mm longo.

Typus speciei : *Perrier de la Bâthie* 18708, Madagascar, Nossi-bé, près d'habitations (P).

Écologie : lieux rocailleux, à basse altitude ; fl. septembre.

Begonia mananjebensis sp. nov.

Herba acaulis, perennis, rhizomate tuberoso brevi, crasso (0,6-1 cm lato, 0,5-3 cm longo) squamis stipulaceis scariosis, lanceolatis, acutissimis, confertis, superne praedito. Folia parum numerosa (± 2-4), sicut inflorescentiae pedunculus scapiformis ad axillas squamarum rhizomatis inserti, limbo tenerrimo profunde (fere ad basim) palmatipartito, symmetrico, partitionibus 5-7 ipsis profunde pinnatifidis, lobis late dentatis, dentibus subacutis vix mucronulatis, pagina superiore pilis minutissimis laxe praedito ; nervi primarii ut partitiones 5-7, subtus prominentes, oblique ramosi, nervulis tenuissimis laxe anastomosatis, petiolo tenui, glabro (10-15 cm longo). Inflorescentiae pedunculus scapiformis nudus, glaber, pro rata validus (10-25 cm longus), in dicha-

sium pauciflorum desinens ; internodii inferiores ramulorum dichasii ca. 2 cm longi, sequentes sensim diminuti, ultimi ca. 0,5 cm longi, bracteis caducis. Florum ♂ tepala 2, suborbicularia vel ovata (5-8 mm longa, 5-7 mm lata), rubra ; stamina 9-12, libera, filamentis tertiam longitudinem antherarum aequantibus, antherae 1,5-2 mm longae, basi et apice obtusae ; florum ♀ pedicelli ca. 5 mm longi ; tepala 4, ovata, parum inaequalia (ca. 5 mm longa, 4 mm lata) (rubra ?) ; styli 3, 2,5 mm longi, liberi, ad mediam longitudinem bifidi, ramulis bistortis ; ovarium anguste ellipticum (ca. 5 mm longum), late 3-alatum, glabrum. Capsula erecta vel leviter nutans, applanata, pedicello (+ 1 cm longo) tenuissimo, utraque facie nervo medio, nervis secundariis 6-8 utroque latere divaricatis et nervis lateralibus ornata, alis 3 inaequalibus nervulis transversis ca. 10 praeditis, ala maxima superne subangulosa ca. 1 cm lata, alarum ambitu basi conjuncte rotundato.

Typus speciei : *Perrier de la Bâthie* 6668, Madagascar, Sambirano : dans le haut bassin du Mananjeba (P).

Écologie : rocailles gneissiques humides, vers 300 m alt. ; fl. juillet.

Begonia mangorensis sp. nov.

Herba breviter caulescens, rhizomate gracili (2-3 mm diam.) ramoso repente praedita, in caules (5-8 cm altos) desinente, internodiis paucis (1-4 cm longis), nonnunquam e nodis radices graciles emittens. Folia ca. 3-5, limbo obscure viridi rubro venuloso ; valde inaequilaterali, ambitu plus minusve ovato vel suborbiculari apice acuto vel rotundato, basi cordato, rarius leviter peltato, fere integro vel munitissime denticulato aut leviter sinuato, utraque pagina et margine pilis spiculiformibus hirtulo, facie inferiore secus nervos longioribus, a basi palmatinervio, nervis praecipuis 5, tertio vel dimidio longitudinis limbi bifurcatis, inter se et reticulo tertiario anastomosatis, petiolo (3-8 cm longo) pilis fuscis crispis (1-2 mm longis) dense hirto, stipulis lanceolatis acutis scariosis (ca. 8 mm longis). Inflorescentiae axillares, 1-2-florae, sive ♂ sive ♀, pedunculo communi gracili (5-10 cm longo) glabro sicut ramuli dichasii (ca. 2 cm longi, internodiis 2-10 mm longis), bracteis caducis. Florum ♂ tepala 4, pallide rosea, exteriora obovata (ca. 6 mm longa, 4 mm lata), interiora paulo minora et angustiora, pedicellis propriis 3-6 mm longis ; stamina 12-15, filamentis basi breviter cohaerentibus, longitudini antherarum dimidio longioribus ; antherae apice obtusae (1,5 mm longae). Florum ♀ tepala iis florum ♂ similia, vix majora, styli 3 bifidi (2 mm longi) basi cohaerentes, stigmatibus in lyram transverse unitis, ramulis utroque latere spiraliter semel tortis, papillosis ; ovario nutanti, elliptico, nervo medio solo proninulo utroque latere percurso anguste 3-alato, capsula parva, pendula, ca. 8 mm longa, 6 mm lata (alis exclusis), pedicello proprio aequilongo, alis parum inaequalibus in curvam parum extensam inflexis, ala major (ca. 2 mm lata) transverse venulosa, tenuiter reticulata.

Typus speciei : *Perrier de la Bâthie* 17176, Madagascar, près du confluent de l'Onive et du Mangoro (P).

Écologie : rocailles en forêt dense, vers 600-700 m alt. ; fl. février.

Var. **semiglabrescens** var. nov.

A varietate *mangorensis* differt foliis pagina superiore glabris, pagina inferiore praeter nervos indumento destitutis, floribus ♂ (paulo majoribus) filamentis longitudine antherarum duplo longioribus.

Typus speciei : *Perrier de la Bâthie* 17029, Est, même station que le précédent (P).

Begonia tanala sp. nov.

Herba erecta, monopodialis, omnino glabra, caule erecto (1,5-2 dm alto, ca. 2 mm ad basim crasso), e tuberculo subrotundato (0,5-2 cm lato et alto) oriundo ; internodiis ca. 4 cm longis, superioribus paulo diminutis, valde ramoso, ramis gracillimis. Folia membranacea, tenerrima, disticha, limbo lanceolato leviter dissymmetrico (2-3 cm longo, 0,6-1 cm lato), viridi, a triente inferiore ad apicem longe protractum, acutissimum, sensim attenuato, ad basim breviter cuneatam abruptius coarctato, minute serrulato, dentibus mucronatis, petiolo brevi (2-4 mm), pinnatinervio, nervo medio subtus prominulo, nervis secundariis 4-8 utroque latere, obliquis, reticulo tertiario denso, tenerrimo, anastomosatis ; stipulae scariosae lanceolatae, acuminatae, basi cordatae (3-4 mm longae). Inflorescentiae axillares, uniflorae, pedunculis 1-2 cm longis, apice bracteis minimis binis onustis, pedicellis brevioribus. Flores minimi : florum ♂ tepala 4, alba (4 mm longa), exteriora ovata, interiora vix angustiora ; stamina ca. 15, filamentis in columnam ca. 1 mm longam connatis, altius breviter liberis, antherae (vix 1 mm longae) basi et apice obtusae. Florum ♀ tepala 5, albo-rosea, oblonga (4 mm longa), styli 3, liberi, apice bifidi ; ovarium fusiforme (0,5 cm longum), anguste 3-alatum. Capsula erecta, subapplanata, elliptica (1,3-1,5 cm longa, 0,8-1 cm lata), utraque facie nervo medio valido prominenti, nervis, lateralibus obsoletis, alis (2-4 mm latis) basi cuneata confluentibus reticulo venularum ornatis ; pedicello gracili 1-1,5 cm longo.

Typus speciei : *Humbert* 28429 (avec *Capuron*) Madagascar, confins centre sud-est : mont Andrambovato à l'est de Fianarantsoa (P).

Écologie : forêt ombrophile sur argiles latéritiques, entre 800 et 1 000 m alt. ; fl. janvier.

Observations : Espèce très affine à *B. antaisaka* dont elle diffère, outre le port plus grêle et la tige franchement herbacée, un peu succulente, par les caractères de la capsule, la denture des feuilles plus marquée et plus fine, etc.

Chez ces deux espèces les fleurs mâles sont très peu nombreuses et certains individus sont monoïques.

Begonia tsimihety sp. nov.

Herba breviter caulescens, rhizomate oblique ascendente (0,8-1,5 cm crasso) praedita. Caules saepius 2-3 (5-10 cm longae) internodiis inferioribus paucis, brevibus (1-3 cm), obliquis vel rectis, internodio sequenti (ultimo) multo longiore (ad 10 cm). Folia 3-5, limbo ovato e quarto inferiore longitudimis ad apicem acutum sensim attenuato, basi cordato, vix denticulato vel subintegro, aequilaterali, utraque pagina pilis minimis spiculiformibus partim caducis laxiuscule tecto, facie inferiore secus nervos pilis majoribus (1-1,5 mm longis) fuscis dense piloso, a basi palmatinervio, nervis praecipuis 5-7 superius bifurcatis, reticulo tertiario anastomosatis, petiolo (3-10 cm longo) valde hirto (pilis simplicibus fuscis 3-4 mm longis), stipulis lanceolatis acutissimis, scariosis (5-6 mm longis). Inflorescentiae axillares, pauciflorae, pedunculo communi (10-15 cm longo) glabro sicut ramuli dichasii (3-6 mm longi), bracteis stipuliformibus caducis ad nodos praediti. Florum ♂ tepala exteriora (sepala) 2, albo-rosea, basi alba, elliptica, mediocria (0,8 mm longa, 0,5 mm lata), interiora (petala) minora, oblonga, rosea, basi alba, pedicellis propriis 8-20 mm longis ; stamina 20-40, filamentis basi breviter cohaerentibus longitudinem antherarum aequantibus, vel dimidio brevioribus, antherae obtusae (2,5 mm longae). Florum ♀ tepala 5 vel nonnunquam 4, styli 3, bifidi, stigmatibus lyratis ramulis tortis, papillosis. Capsula haud visa.

Typus speciei : *Perrier de la Bâthie* 6678, Madagascar, Cap Masoala (P).

Écologie : forêt orientale vers 300-500 m alt. ; fl. octobre.

Observations : Un autre échantillon, *Perrier de la Bâthie* 6680, peut être rapporté à cette espèce : les feuilles sont plus grandes et plus glabres, et les fleurs également plus grandes ; c'est peut-être une forme définie.

Manuscrit déposé le 11 février 1972.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 47, mai-juin 1972,
Botanique 3 : 75-83.

Achevé d'imprimer le 30 décembre 1972.

Deschamps botaniste herborisant en Nouvelle-Calédonie en 1793

par André Guillaumin *

L'expédition envoyée en 1791 par Louis XVI à la recherche de La Pérouse était commandée par le contre-amiral Bruni d'Entrecasteaux avec le capitaine de vaisseau d'Herminy d'Auribeau sur la « Recherche » et le capitaine de vaisseau Huon de Kermadec sur l' « Espérance ».

De Kermadec mourut à Balade (Nouvelle-Calédonie) le 6 mai 1793, d'Entrecasteaux, entre les Santa Cruz et Waïgou, le 17 juin 1793, si bien que le commandement revint à de Rossel, premier lieutenant, après le décès de d'Auribeau à Samarang (Java) en 1794.

L'état-major scientifique comprenait cinq naturalistes : Jacques Julien Houtou de Labillardière et Louis Auguste Deschamps, botanistes, le chanoine Louis Ventenat, en même temps aumônier de la « Recherche », C. A. G. Riche et Blavier, minéralogistes ; deux ingénieurs-géographes : Charles Louis Beautemps-Beaupré et Jouvency ; deux astronomes : le bénédictin Pierson, en même temps aumônier de l' « Espérance », et Bertrand ; deux peintres et dessinateurs : Piron et Ely ; plus des jardiniers dont Félix Delahaie (alias Lahaie, puis M. de la Haye).

Partie de Brest le 28 septembre 1791, l'expédition visita Ténériffe, du 18 au 28 octobre 1791, et fit escale, du 17 janvier au 16 février 1792, au cap de Bonne Espérance où elle laissa Blavier, Bertrand et Ely.

Le 21 mars 1792, elle arriva en Tasmanie qu'on croyait alors n'être qu'un cap de l'Australie et y séjourna jusqu'au 27 mai 1792 ; puis, longeant, sans s'arrêter, la côte orientale de la Nouvelle-Calédonie, elle atteignit les îles Salomon, l'île Bougainville, la Nouvelle-Irlande où elle jeta l'ancre du 17 au 24 juillet 1792 ; passant ensuite aux îles de l'Amirauté et au nord de la Nouvelle-Guinée, elle mouilla à Amboine du 6 septembre au 13 octobre 1792, puis, longeant Timor, revint par la côte ouest de l'Australie, séjourna en Tasmanie du 9 novembre 1792 au 27 février 1793. Gagnant ensuite les îles Tonga, elle mouilla à Tongatabou du 21 mars au 9 avril 1792 ; le 13 avril 1793 elle jeta l'ancre en Nouvelle-Calédonie devant Balade, juste à l'endroit où Cook avait atterri du 4 au 12 septembre 1774, et y séjourna jusqu'au 9 mai 1793. Elle remonta alors jusqu'aux Santa Cruz sans se douter qu'elle passait près de Vanikoro où La Pérouse avait fait naufrage, et, après avoir fait escale à Waïgou, du 15 au 23 août 1793, puis à Bourou, du 3 au 15 septembre 1793, elle arriva enfin à Sourabaya (Java), le 29 octobre 1793.

Les survivants de l'expédition apprirent alors que le roi Louis XVI avait été guillotiné et que la France, en cet An II de la République, était en guerre avec la Hollande ;

* *Professeur honoraire de Culture, Laboratoire de Biologie végétale appliquée, 61, rue de Buffon, 75005 Paris.*

ils restèrent prisonniers sur parole mais, d'âpres querelles s'étant élevées entre « patriotes » et « royalistes », les premiers comprenant Legrand et Laignel, enseignes sur l' « Espérance », Ventenat et Piron furent internés à Batavia.

Le 29 mars 1795, Legrand emmena sur la « Nathalie » une partie de ses camarades et, après escale à l'île de France (Maurice) le 7 mai 1795, ils arrivèrent en France à l'île de Batz le 12 mars 1796.

Peu après, de Rossel avec le reste des équipages sauf Deschamps et Delahaie s'embarqua sur le « Hoogly » à destination d'Amsterdam avec les documents dont l'aspirant Achard de Bonvouloir avait assuré la conservation jusqu'à sa mort en 1794. A la hauteur de Sainte-Hélène [1], le navire hollandais fut capturé par le navire anglais « Sceptre », capitaine Effington, qui sombra au nord de l'Écosse, le 2 septembre 1795, à la suite d'une voie d'eau puis d'un incendie ; cependant les documents de l'expédition de d'Entrecasteaux furent sauvés et restèrent confisqués par les Anglais.

Sir Joseph Banks, botaniste du premier voyage de Cook, alors Président de la Royal Society, fit rendre, en août 1796, à Labillardière les vingt-et-une caisses qui renfermaient l'herbier que celui-ci avait récolté.

Delahaie resta en liberté à Java et herborisa aux environs de Sourabaya pendant six mois, puis à Batavia, de novembre 1794 au 9 janvier 1797 ; il arriva en France sur la « Cibèle », capitaine Tréhouart, après 81 jours de traversée.

Deschamps, resté à Java, fut chargé par le Gouverneur Hollandais Van Overstraten de s'occuper de la flore de l'île, herborisant aux environs de Samarang, de Salatiga, à Marataram et dans l'intérieur du pays, exécutant, d'après nature, une quantité de dessins et rédigeant une *Flora javanica*, une *Flore Javane* et un *Catalogus plantarum quae reperientur in insula Java*. Il ne rentra en France qu'en 1802.

Johann Reinhold Forster et son fils Johann Georg Adam, botanistes du 3e voyage de Cook, n'avaient collecté en Nouvelle-Calédonie, à Balade, du 4 au 13 septembre 1774 et à l'île Améré (Botany Island), le 23 septembre 1774, que les cinquante échantillons que le British Museum of Natural History acquit en 1842 à la vente Lambert et qui figurent dans le *Florulae insularum australium Prodromus* (1786).

Durant le séjour de l'expédition en Nouvelle-Calédonie, à la recherche de La Pérouse, Labillardière et Deschamps herborisèrent sur les montagnes qui dominent Balade, y firent une ample récolte et constatèrent que les indigènes consommaient les tubercules de Taro (*Colocasia esculenta*), l'écorce de Bourao (*Hibiscus tiliaceus*) et les tubercules de Magnagna (qu'ils appelaient *Dolichos tuberosus*).

Labillardière récolta en Nouvelle-Calédonie quatre-vingts espèces qu'il fit connaître dans son *Sertum austro-caledonicum* (1824-1825) et son herbier, acheté par Webb, fut légué par celui-ci au Musée de Florence.

Delahaie récolta en Nouvelle-Calédonie cent soixante-six échantillons d'herbier qui ont été acquis le 16 août 1879, ainsi que son « Journal » manuscrit, par l'Herbier du Muséum de Paris, chez Pironin, libraire-antiquaire parisien.

Les récoltes de Deschamps en Nouvelle-Calédonie, dont on ignore l'importance, faisaient-elles parties des documents rapportés par de Rossel et confisqués par les Anglais ?

1. Et non au nord de l'Écosse.

Dans ce cas, sont-elles restées au British Museum of National History depuis 1795, ou ont-elles été rendues à Labillardière en août 1796, en même temps que les siennes ?

Deschamps les avait-il conservées par devers lui après le départ, de Java, de de Rossel et ne seraient-elles pas intercalées dans son herbier général de cent treize cartons conservés au Musée de Saint-Omer, qui renferme surtout des plantes d'Europe et d'Algérie semblant n'avoir été récoltées qu'entre 1813 et 1841 ?

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DESCHAMPS, L. A., s. d. — Journal de mon voyage sur la Recherche, *manuscrit.*

FORSTER, J. G. A., 1786. — Florulae insularum australium Prodromus.

GUILLAUMIN, A., 1910. — Un membre méconnu de l'expédition à la recherche de La Pérouse : le jardinier Lahaie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **16** : 356-359.

— 1922. — Notice complémentaire sur le jardinier Delahaie (alias Lahaie). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **28** : 109-110.

— 1926. — Essais d'acclimatation au cours d'un voyage autour du monde au XVIII^e^ siècle. *Rev. Hist. Nat. App.*, 1^re^ partie : 252-254.

— 1926. — Fragments d'une relation inédite du voyage de d'Entrecasteaux à la recherche de La Pérouse. *Océanie franç.* : 4-6.

HOCQUETTE, M., 1970. — Louis, Auguste Deschamps, sa vie, son œuvre. *Bull. tri. Soc. Acad. Antiq. de la Morinie*, mémoire 39.

LABILLARDIÈRE, J. J. HOUTOU DE, 1799. — Relations du voyage à la recherche de La Pérouse.

LAHAIE, s. d. — Journal, *manuscrit.*

Manuscrit déposé le 27 mai 1971.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 47, mai-juin 1972,
Botanique 3 : 85-87.

Achevé d'imprimer le 30 décembre 1972.

IMPRIMERIE NATIONALE

2 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

MISSOURI BOTANICAL
MAR 28 1973
GARDEN LIBRARY

botanique

4

N° 48 MAI - JUIN 1972

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr. M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements :

Abonnement Général : France, 260 F ; Étranger, 286 F.

Zoologie : France, 200 F ; Étranger, 220 F.

Sciences de la Terre : France, 50 F ; Étranger, 55 F.

Sciences de l'Homme : France, 45 F ; Étranger, 50 F.

Botanique : France, 40 F ; Étranger, 44 F.

Sciences Physico-Chimique : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, no 48, mai-juin 1972, Botanique 4

Mousses exotiques

par Pierre Tixier *

Résumé. — Liste de 79 espèces et une variété de Mousses et Hépatiques récoltées en Nouvelle-Calédonie, et de 22 espèces de l'île Anotom (Nouvelles-Hébrides). *Thamnium eflagellare* Aongst. a été trouvé pour la première fois en Nouvelle-Calédonie. Quelques remarques morphologiques.

Nous donnons ici une liste de Mousses et d'Hépatiques récoltées en Nouvelle-Calédonie et à Anotom (Aneityum), la plus méridionale des Nouvelles-Hébrides et dont la flore possède des affinités avec la flore de Nouvelle-Calédonie. D'après le travail de V. F. Brotherus et W. W. Watts (1915), on connaît de cette île environ quatre-vingts espèces de Mousses.

La plupart des spécimens, ceux d'Anotom en particulier, ont été rapportés par Maurice Schmid qui parcourt inlassablement la région, analysant, en vue de synthèses futures, la flore de cette dition.

Nous remercions le Professeur Roger Heim qui a bien voulu rapporter de ses lointaines tournées dans le Pacifique du matériel bryologique fort intéressant, en particulier des Hépatiques épiphylles.

Dans l'Herbier du Muséum national d'Histoire naturelle (PC) nous avons trouvé quelques petites collections indéterminées, l'une de Robert Virot dont les études sur la végétation canaque demeurent essentielles, une autre de M. Serpette.

I. NOUVELLE-CALÉDONIE

Mousses

Fissidens dumbeanus Thér.

Route de la Coulée, talus argileux, juin 1955 (Serpette).
Seta un peu plus courte que sur l'échantillon de l'herbier Thériot.

Fissidens zollingerii (Mont.) C. Muell.

Route de la Coulée, sur talus argileux, juin 1955 (Serpette).
Petite forme.

* *Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.*

Trematodon paucifolius C. Muell.

Col de Goapin, versant de Kecklin, terre humide, juin 1955 ; route de la Coulée, talus argileux, juin 1955 (Serpette).

Trematodon novae-caledoniae C. Muell. nom. sol.

Route Bourrail-Pouého, rocher Gentoux, terre de talus, juin 1955 (Serpette).

Microdus glaucus (Besch.) Par.

Entre Neckhai et Gouapin, juin 1955 ; route de la Coulée, juin 1955 (Serpette).

Campylodontium euphorocladum (C. Muell.) Besch.

Route Neckhai-Gouapin, juin 1955 (Serpette).

Dicranoloma billardierii (Schwaeger.) Par.

Mont Passéna, vers 1 100 m, en forêt de pente sur péridotite, 9-VII-1970 (McKee n° 22259) ; Prony, Rivière Bleue (Schmid n° 193).

Dicranoloma calycinum Broth. & Par.

Mont Maoya, terrestre, base de troncs en forêt, 1 050 m, 14-I-1970 (Schmidt n° 139).

Dicranoloma platyloma (Besch.) Ren.

Roche Ouaième, vers 700 m, épiphyte sur rameau en fourré de forêt basse, 4-II-1970 (Schmid n° 167).

Leucoloma kanakense Broth. & Par.

Prony, Rivière Bleue, sur tronc en forêt vallicole, 150 m, 15-IV-1970 (Schmid n° 152).

Synodontia pancherii (Besch.) Broth.

Haute Diahot, forêt humide de Tendé, épixyle, 600 m, 30-X-1968 (McKee n° 19741).

Synodontia spathoidea Duby

Mont Mou (sommet sud-est), abondant au sol, 1 050 m, 19-II-1939 (R. Virot n° 19).

Eucamptodon ciliatus Besch.

Mont Paena, versant sud-ouest, épixyle en forêt, vers 1 100 m, 9-VII-1970 (McKee n° 22258).

Leucobryum candidum (Brid.) Hook. f. & Wils.

Prony, Rivière Bleue, forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim s.n.).

Leucobryum subsericeum Card. & Thér. nom. sol.

Prony, Rivière Bleue, forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim) ; idem, 15-IV-70 (Schmid n° 148) ; Mts Koghis, humicole terrestre en forêt néphéliphile, 1 150 m, 21-VII-1970 (Schmidt n° 169).

Syrrhopodon croceus Mitt.

Prony, Rivière Bleue, épixyle, 2-V-1964 (R. Heim s.n.).
Nouveau pour la Nouvelle-Calédonie.

Bryum chrysoneuron C. Muell.

Bourrail, arrière plage de Poé, sabulicole terrestre en forêt claire, fin 1969 (Schmid n° 143) ; route de Goapin, sur sol humide, VI-1965 (Serpette s.n.).

Bryum coronatum Schwaegr.

Nepoui, sol latéritique humide, juin 1955 (Serpette s.n.).

Philonotis hastata (Duby) Wijk & Marg.

Col de Goapin, terre humide, juin 1955 (Serpette s.n.).

Philonotis praemollis Broth. & Par.

Col de Goapin, sol humide, juin 1955 (Serpette s.n.).

Rhizogonium novae-caledoniae Besch.

Monts Dzumac, base de tronc, 600 m, 25-VI-1970 (Schmid n° 162).

Mniodendron camptotheca Duby

Prony, Rivière Bleue, forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim s.n.) ; idem, terrestre en forêt ou sur tronc, 150 m, 15-IV-1970 (Schmid n° 159).

Spiridens vieillardii Schimp.

St-Louis, Haute vallée de la Marmite, janvier 1948 ; Haute vallée de la Thy, 300 m, 15-IX-1947 (J. Bernier n° 131).

Macromitrium ptychomitrioides Besch.

Mont Mou, sur *Dacrydium lycopodioides*, en forêt, 1 150 m, 19-II-1939 (Virot n° 9).

Macromitrium brevicaule (Besch.) Broth.

Prony, Rivière Bleue, forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim s.n.).

Macromitrium pacificum Besch.

Massif de Ton Non, Roche Ouaième, épiphyte en forêt basse de pente, 800-900 m, 10-I-1968 (McKee n° 18272).

Macromitrium plicatum Thér.

Prony, Rivière Bleue, forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim s.n.).

Macromitrium villosum Besch.

Prony, Rivière Bleue, forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim s.n.).

Macromitrium subvillosum Broth. & Par.

Plaine des Lacs, épiphyte sur branche, août 1955 (Serpette s.n.).
Fructification latérale, seta de 2,5 cm, urne cylindrique de 2 mm.

Racopilum demissum Bosch & Lac.

Pied du col d'Amos au-dessus de 100 m, rupicole, sur micaschistes dans un ruisseau, station ombragée, 20-IX-1969 (Schmid n° 131).

Bescherellia elegantissima (Duby) Besch.

Mont Dzumac, vers 600 m, forêt à *Neoguillaumina*, rupicole sur péridotites, 25-VI-1970 (Schmid n° 158) ; 500 m, épixyle en forêt, terrain serpentineux, 18-VI-1939 (R. Virot n° 140).

Pterobryella vagapensis Duby

Mont Mou, sommet, forêt humide supérieure, 1 100 m, 4-IX-1938 (R. Virot n° 51) ; Roche Ouaième, mousse rhéophile et rupicole en ruisseau, sous forêt, 400-500 m, 4-IX-1970 (Schmid n° 165).

Trachyloma tahitense Besch.

Mont Maoya, 1 400 m, 13-I-1970 (Schmid n° 135).

Euptychium setigerum (Sull.) Broth.

Mont Dzumac, en forêt, 600 m, 25-I-1970 (Schmid n° 159).

Symphysodontella cylindracea (Mont.) Fleisch.

Anse de la Pirogue, épixyle en forêt humide, novembre 1955 (Serpette s.n.).

Papillaria leuconeura (C. Muell.) Fleisch.

Prony, Rivière Bleue, épiphyte en forêt vallicole, 150 m, 15-IV-1970 (Schmid n° 153).

Meteorium miquelianum (C. Muell.) Fleisch.

Prony, Rivière Bleue, épiphyte en forêt, 150 m, 15-IV-1970 (Schmid n° 155).

Aerobryopsis longissima (Doz. & Molk.) Fleisch.

Prony, Rivière Bleue, forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim s.n.).

Thamnium eflagellare Aongst.

La Foa, cours supérieur du Dogny, sur tronc en forêt, 12-XI-1956.
Ne correspond pas, par le port et le tissu du bord de la feuille (plusieurs rangs de petites cellules), à *T. eflagellare* et ne possède pas les flagelles de *T. arbusculosum* Thér.
Nouveau pour la Nouvelle-Calédonie.

Camptochaete porotrichoides (Besch.) Broth.

Mont Dzumac, vers 600 m, rupicole en forêt, 25-I-1970 (Schmid n° 161).
Les synonymies seraient à revoir. Bescherelle décrit un haut de feuille dentelé ; Thériot le décrit rectiligne.

Callicostella prabaktiana (C. Muell.) Bosch & Lac.

Prony, Rivière Bleue, souche de Kori, abattue en forêt, 200 m, 15-IV-1970 (Schmid n° 146).

Lopidium francii Thér.

Mont Dzumac, base de tronc en forêt, vers 600 m, 25-VI-1970 (Schmid n° 160).

Hypopterygium tenellum C. Muell.

Col d'Amieu, Toili, base de tronc en forêt, 500 m, s.d. (McKee n° 22550).

Thuidium plumulosum (Doz. & Molk.) Doz. & Molk.

Rivière Thy, rochers granitiques, 7-III-1970 (Schmid n° 145).

Thuidium samoanum Mitt.

Roche Ouaième, ripicole-rupicole, vers 400 m, 4-IX-1970 (Schmid s.n.).

Clastobryella cuculligera (Lac.) Fleisch.

Mont Mou, sur écorce de *Podocarpus longaefoliatus*, 1 100 m, 21-VIII-1940 (R. Virot n° 282).

Warburgiella ambigua Thér.

Prony, Rivière Bleue, forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim s.n.).

Acroporium hermaphroditum (C. Muell.) Fleisch.

Prony, Rivière Bleue, sur tronc en forêt, 2-VII-1970 (Schmid n° 163).

Acroporium cf. **stramineum** (Hornsch. & Reinw.) Fleisch.

Prony, Rivière Bleue, épixyle en forêt vallicole, 15-IV-1970 (Schmid n° 147).

Ectropothecium cupressinatum (C. Muell.) Jaeg.

Prony, Rivière Bleue, forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim s.n.).

Vesicularia bryifolia C. Muell.

Route Koumac-Ouego, mousse aquatique associée à un *Chara*, octobre 1970 (Schmid n° 172).

HÉPATIQUES

Marchantia sp.

Haute vallée de la Thy, rochers en bordure de la vallée, 7-III-1970 (Schmid n° 144).

Aplozia sp.

Mont Maoya, en forêt, 1 050 m, 14-I-1970 (Schmid n° 140).

Anastrophyllum cf. **integerrima** St.

Mont Maoya, en forêt, 1 050 m, 14-I-1970 (Schmid n° 140, 132, 133).

Mastigophora diclados (Brid.) Nees

Roche Ouaième, sur humus en forêt néphéliphile, 700 m, 3-IX-1970 (Schmid n° 166, 168).

Herberta cf. **parisii** St.

Mont Maoya, épiphyte en forêt, 1 050 m, 14-I-1970 (Schmid n° 141).

Chiloscyphus physanthus Tayl.

Prony, Rivière Bleue, forêt vallicole, 160 m, 15-IV-1970 (Schmid n° 148, 157).

Schistochila grossidens St.

Mont Maoya, épiphyte en forêt, 1 000 m, 14-I-1970 (Schmid n° 134).

Schistochila sp.

Mont Maoya, épiphyte en forêt, 1 050 m, 14-I-1970 (Schmid n° 142).
Espèce probablement nouvelle, ressemblant aux espèces plus ou moins antarctiques.

Lepidozia sp.

Mont Mou, en forêt, vers 1 100 m, juillet 1970 (Schmid n° 170).

Acromastigum bancanum (Sand. Lac.) Ev.

Prony, Rivière Bleue, sur tronc en forêt de ravin, 150 m, 15-IV-1970 (Schmid n° 149, 150, 151).

Bazzania sp.

Mont Maoya, terrestre en forêt, 1 400 m, 13-I-1970 (Schmid n° 136).

Plagiochila sp.

Mont Maoya, terrestre en forêt, vers 1 400 m, 23-I-1970 (Schmid n° 137, 158).

Plagiochila sp.

Mont Mou, forêt néphéliphile à *Hebrosideros*, 1 150 m, 19-VII-1970 (Schmid n° 171).

Cololejeunea caledonica St.

Prony, Rivière Bleue, épiphylle en forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim).

Cololejeunea gynophthalma Bx.

Prony, Rivière Bleue, épiphylle en forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim).
Le sous-genre *Taeniolejeunea* est nouveau pour la Nouvelle-Calédonie.

Cololejeunea aff. **nymanii** St.

Prony, Rivière Bleue, épiphylle en forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim).

Cololejeunea aff. **triapiculata** (Herz.) P. Tx.

Prony, Rivière Bleue, forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim s.n.).

Diplasiolejeunea brachyclada Ev.

Prony, Rivière Bleue, épiphylle en forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim).

Drepanolejeunea intermedia Zwickel

Mont Mou, épiphylle sur *Dacrydium*, 1 150 m, 21-VIII-1940 (R. Virot n° 282).

Drepanolejeunea micholitzii St. var. *brevifolia*

Prony, Rivière Bleue, épiphylle en forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim).

Leptolejeunea picta Herz.

Prony, Rivière Bleue, épiphylle en forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim).

Leptolejeunea vitrea (Nees) St.

Prony, Rivière Bleue, épiphylle en forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim).

Lopholejeunea colensoi St.

Prony, Rivière Bleue, forêt à *Notophagus*, épiphylle, 2-V-1964 (R. Heim). Nouvelle-Zélande.

Metzgeriopsis pusilla Goeb.

Prony, Rivière Bleue, épiphylle en forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim). Rare et peu développé.

Pycnolejeunea cf. **nicobarica** St.

Prony, Rivière Bleue, épiphylle en forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim).

Xenolejeunea longiloba (St.) Schuster & Kachroo

Prony, Rivière Bleue, épiphylle en forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim).

Frullania apiculata Reinw. Bl. Nees

Prony, Rivière Bleue, épiphylle en forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim).

Frullania intermedia (Reinw. Bl. Nees) Nees

Prony, Rivière Bleue, épiphyte en forêt, vers 150 m, 15-IV-1970 (M. Schmid n° 156).

Frullania pilistipula St.

Prony, Rivière Bleue, épiphylle en forêt à *Notophagus*, 2-V-1964 (R. Heim).

II. ANOTOM

Mousses

Leucoloma molle (C. Muell.) Mitt.

Inrero, épiphyte en forêt à Mousses, 500-600 m, 5-XII-1970 (Schmid n° 185).

Syrrhopodon tristichus Nees

Inrero, épiphyte en forêt à Mousses, 550-600 m, 5-XII-1970 (Schmid n° 185).

Hypnodendron arcuatum (Hedw.) Linb.

Inrero, épiphyte en forêt à Mousses, 550-600 m, 5-XII-1970 (Schmid n° 185).

Hypnodendron flagelliferum Broth. & Watts

Inrero, épixyle en forêt à Mousses, 550-600 m, 5-XII-1970 (Schmid n° 181).

Spiridens flagellosus Schimp.

Inrero, épixyle en forêt à Mousses, 500-600 m, 5-XII-1970 (Schmid n° 184, 185).

Macromitrium salakanum C. Muell.

Inrero, forêt à Mousses, 550-600 m, 5-XII-1970 (Schmid n° 192).

Euptychium cf. **assimile** Broth. & Watts

Inrero, corticole, 550-600 m, 5-XII-1970 (Schmid n° 184-185).

Pterobryella vagapensis (C. Muell.) Besch.

Mousse rupicole, en bordure de ruisseau, en forêt, 250 m, 3-XII-1970 (Schmid n° 174).

Aerobryopsis longissima (Doz. & Mont.) Fleisch.

Inrero, forêt à Mousses, 550-600 m, 5-XII-1970 (Schmid n° 188).

Camptochaete deflexa (Wils.) Jaeg.

Inrero, forêt à Mousses, 550-600 m, 5-XII-1970 (Schmid n° 180).

Hypopterygium neo-caledonicum Besch.

Inrero, mousse épiphyte, 550-600 m, 5-XII-1970 (Schmid n° 185).

Acanthocladium tanytrichum (Mont.) Broth.

Inrero, forêt à Mousses, 550-600 m, 5-XII-1970 (Schmid n° 178).

Trismegistia complanatula C. Muell.

Inrero, forêt à Mousses, 550-600 m, 5-XII-1970 (n° 175, 179, 186).

Hépatiques

Trichocolea cf. **pluma** Mont.

Versant sud, forêt vers 400 m, 3-XII-1970 (Schmid n° 173).

Mastigophora diclados (Brid.) Nees

Inrero, forêt à Mousses, 550-600 m, 5-XII-1970 (Schmid n° 188).

Lepidozia sp.

Inrero, 350-600 m, forêt à Mousses, 5-XII-1970 (Schmid n° 187).

Plagiochila sp.

Inrero, forêt à Mousses, 550-600 m, 5-XII-1970 (Schmid n° 188).

Radula borneensis St.

Inrero, forêt à Mousses, 550-600 m, 5-XII-1970 (Schmid n° 185).

Mastigolejeunea humilis (Gotts.) Schiffn.

Inrero, forêt à Mousses, 550-600 m, 5-XII-1970 (Schmid n° 188) ; versant sud, forêt vers 400 m, 3-XII-1970 (Schmid n° 125).

Taxilejeunea albescens St.

Inrero, forêt à Mousses, 550-600 m, 5-XII-1970 (Schmid n° 188).

Frullania leeuwenii Verd.

Inrero, forêt à Mousses, 550-600 m, 5-XII-1970 (Schmid n° 185).

Frullania intermedia (Reinw. Bl. Nees) Dum.

Inrero, forêt à Mousses, 550-600 m, 5-XII-70 (Schmid n° 188).

RÉFÉRENCE BIBLIOGRAPHIQUE

Brotherus, V. F., & Rev. W. Walter Watts, 1915. — The Mosses of New Hebrides *J. & Proc. R. Soc. New South Wales*, 49 : 159.

Manuscrit déposé le 11 avril 1972.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., n° 48, mai-juin 1972,
Botanique 4 : 89-98.

Achevé d'imprimer le 30 décembre 1972.

IMPRIMERIE NATIONALE

2 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

botanique

5

MISSOURI BOTANICAL
SEP 18 1973
GARDEN LIBRARY

N° 71 SEPTEMBRE - OCTOBRE 1972

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr. M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements :

Abonnement Général : France, 260 F ; Étranger, 286 F.

Zoologie : France, 200 F ; Étranger, 220 F.

Sciences de la Terre : France, 50 F ; Étranger, 55 F.

Sciences de l'Homme : France, 45 F ; Étranger, 50 F.

Botanique : France, 40 F ; Étranger, 44 F.

Sciences Physico-Chimique : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, no 71, septembre-octobre 1972, Botanique 5

An enumeration of Laotian orchids

by Gunnar SEIDENFADEN *

Abstract. — Based on earlier literature and some studies of old and recent herbarium material an alphabetic list of the orchids hitherto found in Laos is given. While " Flore de l'Indochine" (GAGNEPAIN & GUILLAUMIN, 1934) enumerated some 100 species from Laos, the present list contains about 316 species. The nomenclature of " Flore de l'Indochine " has been brought in line with present usage and several taxa have been reduced to synonyms. No new species have been proposed.

Résumé. — L'auteur présente un catalogue alphabétique des Orchidées du Laos établi d'après les données bibliographiques et certains examens d'herbiers anciens et récents. La « Flore de l'Indochine » (GAGNEPAIN & GUILLAUMIN, 1934) contenait une centaine d'espèces alors que la liste actuelle en mentionne jusqu'à 316. La nomenclature de la Flore de l'Indochine a été mise à jour et plusieurs taxa ont été réduits en synonymie. Aucune espèce nouvelle n'est proposée.

INTRODUCTION

Working with the orchid flora of Thailand I have constantly felt the need for reasonably modern check-lists for the occurence of orchids in the surrounding countries. While we have the modern works by J. J. SMITH on Sumatra (SMITH, 1933), by HOLTTUM on Malaya (HOLTTUM, 1957) and by BACKER and BAKHUISEN on Java (BACKER & BAKHUISEN, 1968), no recent enumerations are found for the neighbouring countries to the North, Burma, Laos and Cambodia. Very little has been published on the Burmese orchids since The Flora of British India (HOOKER f., 1890), but some more information is available on the orchid flora of Laos, a country with which Thailand has a common border of about the same length as with Burma. It is, however, spread over several papers, and for my own use I therefore established an index-card system summarizing the available knowledge on Laotian orchids. In the hope of thereby assisting students working in the same field I now publish this list, which may be of some use during the period until the appearance of the revised edition of the Flora of Indochina under contemplation in Paris.

This is to a large extent a compilation built on the available literature and not a complete critical revision. On the one hand I have, however, felt it necessary to change the nomenclature, particularly of the " Flore de l'Indochine " to bring it in line with the more common usage of today, on the other hand I have in many cases been able to add *new information* because I have had to study some Laotian plants in connection with the work on Thai orchids.

* *Botanical Museum, 130 Gothersgade, 1123 Copenhagen K.*

FIG. 1. — Sketch-map of Laos.

In " Flore de l'Indochine " GAGNEPAIN and GUILLAUMIN (1934) compiled the information available up to the early thirties, and I have generally taken that work as my starting point. It lists a little more than 100 taxa as occurring in Laos. Unfortunately, A. F. G. KERR's paper from 1933 which lists some further 32 taxa seems not to have been available in Paris in time for inclusion. After the printing of " Flore de l'Indochine " the main additions come from the long series of " Notules sur quelques Orchidées d'Indochine " published by GUILLAUMIN from 1940 onwards, where about 23 species have been

listed as new to Laos. Then my own small paper (Seidenfaden, 1966) added some 22 species, and papers by Tixier and others have further increased our knowledge, but the largest augmentation in number is due to the great collections made by Allen D. Kerr during the years 1965-1968 mainly in the area around Vientiane ; the lists published (A. D. Kerr, 1969 & 1971) of plants so far identified contains around 100 species not hitherto recorded from Laos. By adding the information from all these sources and through a few studies of my own, mainly of plants in the Paris herbarium and samples sent from A. D. Kerr a figure of about 316 is reached as approximating our present knowledge of the Laotian orchids.

A simple alphabetic arrangement of the list seems most practical. I have in general abstained from the listing of synonyms except in those cases where an entity was first published from Laos under another name than the one here used. The name is followed by a mention of the paper where the taxon was first published, but otherwise I have limited the bibliography strongly, generally only citing papers mentioning the occurence of the taxon in Laos. I have, however, felt that it might add to the usefulness of the list, especially for students working with Laotian material during the period until a new flora appears, if the bibliography contain also a few references to reasonably accessible flora works containing descriptions or figures of the taxa in the cases where this it not found in the papers mentioning the occurence in Laos.

Under each species I have listed the localities in Laos to the extent known to me ; this is not always very satisfactory partly because many of the older collectors did not give an exact locality ; here I have most often had to trust the authors of " Flore de l'Indochine ". To some extent I have been able to improve on the information there by studying the labels on the herbarium material but even when using the large Gazetteer issued by The Board of Geographic Names, Washington D.C., it has in some cases been impossible for me to locate the names, and I have therefore been compelled to cite without being able to indicate the province. A. F. G. Kerr's collections may be located by means of his sketch-map (1933*a* : 222), and also A. D. Kerr gives a sketch of his collection area (1969 : 186). In figure 1 I have made a sketch showing the provinces and some of the more important localities.

In some cases I have excluded species indicated in " Flore de l'Indochine " as occurring in Laos because I believe the locality given is situated in one of the surrounding countries. This f.i. is the case of Thorel's collections from " La-khon " (actually Nakorn Phanom) and Nongkai, which are in Thailand, and some of Prince d'Orleans' collections on his way from Luang Prabang to Uttaradit in Thailand. Some places I believe to be in Cambodia, f.i. Thorel's collections from Stung Treng, and in North Vietnam, f.i. Spire's collections from Canh Trap.

I believe most of the herbarium material used as a basis for " Flore de l'Indochine " and Guillaumin's papers is found in Paris, while A. F. G. Kerr's plants are mostly in Kew and my own collections in Copenhagen. Only when I know this for certain have I added the abbreviations of Index Herbariorum for the herbarium after the collector's name and number ; it is followed by a ! if I believe the identification to be correct. But as already stated the list is to a large extent based on bibliographical information and the insertion of a taxon in the list does not mean that I accept the identification as correct or that some of the names used may not prove to be synonyms of older wellknown entities. In some

cases notes on these question and other information of interest are added under the list of localities.

I am most thankful to the curator of the Paris herbarium for his kind permission to work in the herbarium and also to other friends that have assisted me in the compilation of the present paper.

ALPHABETIC LIST OF ORCHIDS FROM LAOS

Acampe ochracea (Lindl.) Hochr., Bull. N.Y. Bot. Gard., 6 : 270, 1910.

GAGNEP. & GUILL., 1934 : 508 ; BRIX, 1962 : 9 ; SEIDENF. & SMITIN., 1965 : 705, fig. 525 ; SEIDENF., 1966 : 67 ; A. D. KERR, 1969 : 210.

Saccolabium ochraceum Lindl. ; KING & PANTLING, 1898 : 219, t. 291.

Loc. — Louang Prabang : Muong Kassy, *Seidenfaden 858, 967* (C !). — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0026.* — Borikhane : Phu Kadan, *Brix s.n.*

Acampe papillosa Lindl., Fol. Orch. Acampe, 2, 1853.

SEIDENF. & SMITIN., 1965 : 707, fig. 526 ; A. D. KERR, 1969 : 210.

Saccolabium papillosum Lindl. ; KING & PANTLING, 1898 : 219, t. 290 ; GUILL., 1959*a* : 524 ; GUILL., 1965*a* : 189.

Sarcanthus papillosum (sphalm.) ; TIXIER, 1963 : 30.

Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0039* ; *Tixier 58/63* ; Ban Keun, *Tixier* fide GUILL., 1965*a*. — sine loc., *Sigaldi 306.*

Acampe rigida (Buch.-Ham. ex Sm.) Hunt, Kew Bull., 24 : 98, 1970.

Acampe longifolia (Lindl.) Lindl. ; HOLTTUM, 1957 : 625, fig. 185 ; SEIDENF. & SMITIN., 1965 : 703, fig. 523 ; A. D. KERR, 1969 : 210.

Saccolabium longifolium (Lindl.) Hk.f., 1890*a* : 62 & 197 ; KING & PANTLING, 1898 : 220, t. 292 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 502.

Vanda viminea Guill. ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 525 ; GUILL., 1962 : 478.

Loc. — Louang Prabang : Col Den Din, *Seidenfaden 974* (C !). — Sayaboury : *A. D. Kerr 0323.* — Vientiane : Vientiane Plain, *Sigaldi 307* (P !), *A. D. Kerr 0970.* — Khammouane : Phonthane, *Spire 189* (P !). — Savannakhet : Ka Khe, Bassin du Se Moun, *Harmand 427* (P !).

Acriopsis indica Wight, Icones, 5, t. 1748, 1851.

GAGNEP. & GUILL., 1934 : 534 ; GUILL., 1958 : 303 ; Tixier, 1963 : 32 ; SEIDENF. & SMITIN., 1965 : 818, fig. 614 ; A. D. KERR, 1969 : 203.

Loc. — Vientiane : *Tixier s. n.* ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1832, 1833* (C!).

Acriopsis javanica Reinw. ex Blume : Cat. Gew. Buitenz., 1823 : 97, nom. nudum : *in* Sylloge plant. nov., 2 : 4, 1825-1826.

GAGNEP. & GUILL., 1934 : 535 ; HOLTTUM, 1957 : 555, fig. 164 ; SEIDENF. & SMITIN., 1963 : 514, fig. 379.

Loc. — Champassak : Bassac, *Harmand.*

There seems to be no specimen in Paris, and as this species in Thailand has a clearly southern distribution in the Peninsula and the Southeast, I doubt its occurence in Laos.

Aerides crassifolia Par. & Reichenb. f., Trans. Linn. Soc., 30 : 145, 1875.

HOOKER f., 1890*a* : 46 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 465 ; SEIDENF. & SMITIN., 1963 : 552, fig. 411 ; A. D. KERR, 1969 : 205.

Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0050.*

Aerides falcata Lindl., *in* Paxt. Fl. Gard., 2 : 142, 1852.

Gagnep. & Guill., 1934 : 465 ; Guill., 1955*a* : 396 ; Holttum, 1957 : 701 ; Seidenf. & Smitin., 1963 : 553, fig. 412 ; Seidenf., 1966 : 66 ; A. D. Kerr, 1969 : 205.
Loc. — Louang Prabang : Muong Kassy, *Seidenfaden 911* (C!). — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0574.* — Khammouane : Mahaxay, *Tixier 1* (P!). — sine loc., *Counillon* (P!).

Aerides fieldingii Williams, Orch. Grow. Man., 2. Ed. : 39, 1862.

Hooker f., 1890*a* : 45 ; Seidenf. & Smitin., 1965 : 821, fig. 616, t. XXXIX ; Seidenf., 1966 : 66.
Loc. — Louang Prabang : Muong Kassy, *Seidenfaden 805* (C!).

Aerides flabellata Rolfe ex Downie, Kew Bull., 1925 : 387.

Seidenf. & Smitin., 1963 : 551, fig. 410, t. XXIII ; A. D. Kerr, 1969 : 205.
Loc. — sine loc., *A. D. Kerr 2344* (C!).

Gagnep. & Guill. (1934 : 465) wrongly consider this conspecific with Reichenbach's *Aerides houlletiana.*

Aerides houlletiana Reichenb. f., Gard. Chron., 1872 : 1194.

Summerhayes, in Bot. Mag., t. 260, 1955 ; Seidenf. & Smitin., 1963 : 554 ; A. D. Kerr, 1969 : 205.
Aerides falcata var. *houlletiana* (Reichenb. f.) Veitch ; Gagnep. & Guill., 1934 : 464 ; Guill., 1960*a* : 368.
Loc. — Vientiane : Phu Pha, *A. D. Kerr 0799.* — Borikhane : Paksane, *A. D. Kerr 0297, 0298* (C).

I doubt the identification ; A. D. Kerr says that the flowers are waxy white and pale purple, while *A. houlletiana* has buff-coloured sepals and petals.

Aerides multiflora Roxb., Corom. Pl., 3 : 68, pl. 271, 1820 ; Fl. Ind., 3 : 475, 1832.

Hooker f., 1890*a* : 44 ; King & Pantling, 1898 : 212, t. 283 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 463 ; Seidenf. & Smitin., 1963 : 548, fig. 408, t. XXIII ; A. D. Kerr, 1969 : 205.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0114.* — Savannakhet : Bassin de Se Moun, *Harmand 424* (P!).

Aerides odorata var. **immaculata** Guill., *in* Flore de l'Indochine, 1934 : 466.

A. D. Kerr, 1969 : 205.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0059.*

This nearly white-flowered very scented tetraploid, also found in Annam and north-eastern Thailand quite clearly has a more northern distribution than the main species which has not yet been recorded from Laos.

Agrostophyllum khasianum Griff., Calc. Journ. Nat. Hist., 4 : 378, t. 19, 1844.

Hooker f., 1890 : 824 ; King & Pantling, 1898 : 154, t. 210 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 439 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 319 ; *Idem*, 1965 : 789, fig. 597 ; Seidenf., 1966 : 64 ; A. D. Kerr, 1969 : 197.
Loc. — Louang Prabang : Col Den Din, *Seidenfaden 1000* (C!). — Vientiane : Phu Pha, *A. D. Kerr 0517* ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1351* ; Vang Vieng, *A. D. Kerr 2111* (C). — Borikhane : Paksane, *A. D. Kerr 1872.* — Champassak : Bassac, *Thorel* (P).

Anaphora liparioides, see *Malaxis latifolia.*

Anoectochilus burmannicus Rolfe, Kew Bull., 1922 : 24.

Seidenf., 1971 : 323, fig. 16.
Anoectochilus roxburghii auct., non (Wall.) Lindl. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 569 (p.p.)
Loc. — Xieng Khouang, *Delacour s.n.* (P!).

I am not quite sure of my identification of this plant, cf. Seidenf. (l.c.).

Anoectochilus roxburghii (Wall.) Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1840 : 499.

Hooker f., 1890*a* : 95 ; King & Pantling, 1898 : 293, t. 390 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 569 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 91, fig. 68 ; Seidenf. 1971 : 322, fig. 15.
Loc. — Khammouane : Nape, *Delacour s.n.*

Anthogonium gracile Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1840 : 426.

King & Pantling, 1898 : 96, t. 134 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 297 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 327, fig. 249.
Loc. — Houa Pan : Samneua, *Poilane 2075* (P!). — Saravane : Summit of Phu Set, *Poilane s.n.*

Aphyllorchis pusilla (Hk. f.) Tang & Wang, Act. Phytotax., 1, 1 : 66, 1951.

Galeola pusilla Hk. f., 1890*a* : 89 ; A. F. G. Kerr, 1933 : 241.
Loc. — Xieng Khouang : Phu Muten, *A. F. G. Kerr 01024* (K).

Arundina bambusifolia, see *A. graminifolia.*

Arundina chinensis, see *A. graminifolia.*

Arundina graminifolia (Don) Hochr., Bull. N.Y. Bot. Gard., 6 : 270, 1910.

Holttum, 1957 : 188 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 184 ; *Idem*, 1965 : 768, fig. 574.
Arundina chinensis Bl. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 371 ; Tang & Wang, 1951*a* : 316.
Arundina bambusifolia Lindl. ; King & Pantling, 1898 : 113, t. 156 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 371.
Arundina revoluta Hk. f., 1890 : 858.
Donacopsis laotica Gagnep. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 410 (p.p.), fig. 37 (p.p.).
Loc. — Houa Phan : Samneua, *Poilane.* — Khammouane : [Col de Hatray, *Spire 523*]. — Champassak : Paksong towards Phu Thevada, *Vidal 1019b* (P!). — sine loc., *Massie.*

Ascocentrum ampullaceum (Lindl.) Schltr., Fedde Repert. Beih., 1 : 975, 1913.

Seidenf. & Smitin., 1963 : 598, fig. 449 ; *Idem*, 1965 : 826, t. XL ; A. D. Kerr, 1969 : 208.
Saccolabium ampullaceum Lindl. ; King & Pantling, 1898 : 220, t. 293.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 2003.*

Ascocentrum curvifolium (Lindl.) Schltr., Fedde Repert. Beih., 1 : 975, 1913.

Seidenf. & Smitin., 1963 : 596, fig. 447, t. XXVII ; A. D. Kerr, 1969 : 207.
Loc. — sine loc., *A. D. Kerr 1995.*

A. D. Kerr did not know the origin of his specimen, and it may have been introduced from Bangkok where it is commonly sold in the market, having been brought from the western frontier mountains. For the time being I doubt its occurence in Laos, Cambodia and Vietnam and believe earlier collections under this name will be found to be *A. miniatum.*

Ascocentrum micranthum, see *Smitinandia micrantha.*

Ascocentrum miniatum (Lindl.) Schltr., Fedde Repert. Beih., 1 : 975, 1913.

Holttum, 1957 : 735 ; Seidenf. & Smitin., 1963 : 598, fig. 448, t. XXVIII ; *Idem*, 1965 : 826 ; A. D. Kerr, 1969 : 208.
Saccolabium miniatum Lindl. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 499.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1994.*

It is remarkable that this species has only been found in a few specimens near Vientiane considering that it is one of the most common orchids in the open dipterocarp forest in northeastern Thailand just across the Mekong river. See the note above under *A. curvifolium.*

Ascochilus pusillus, see *Thrixspermum merguensis.*

Bletia hyacinthina, see *Bletilla striata.*

Bletilla striata (Thunb.) Reichenb. f., Bot. Zeit., 36 : 75, 1878.

Bletia hyacinthina R. Br. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 374.
Loc. — By Gagnep. & Guill. said to occur in northern Laos.

There is no material of this in Paris except a specimen (*Regnier 138*) labelled « Cochinchina ? Cult. ? »

Brachycorythis acuta (Reichenb. f.) Summerhayes, Kew Bull., 1955 : 238.

Seidenf. & Smitin., 1959 : 17, fig. 9.
Habenaria acuta (Reichenb. f.) Gagnep. & Guill., 1934 : 597.
Loc. — Khammouane : Phonthane, *Spire 155* (P). — sine loc., *Massie* (P).

Not listed from Laos by Gagnep. & Guill. (l.c.) or Summerhayes (l.c.), but present in the Paris herbarium (under the name *Gymnadenia acuta*) ; I have not tried to verify the identification. Spire (1905 : 552) calls his plant *Gymnadenia helferi*, so it may belong under the next species.

Brachycorythis helferi (Reichenb. f.) Summerhayes, Kew Bull., 1955 : 235.

Seidenf. & Smitin., 1959 : 18, fig. 11 ; A. D. Kerr, 1969 : 187.
Loc. — Vientiane : Summit of Phu Pha, *A. D. Kerr s.n.* ; between Vientiane and Tha Ngon, *Vidal 2351* (P).

I am uncertain about the identification of these plants. A. D. Kerr (l.c.) says that also a purple variety occurs.

Brachycorythis laotica (Gagnep.) Summerhayes, Kew Bull., 1955 : 236.

Habenaria laotica Gagnep. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 598.
Loc. — Champassak : Bassac, *Thorel s.n.* (P). — sine loc., *Spire 114* (P).

Brachycorythis thorelii (Gagnep.) Summerhayes, Kew Bull., 1955 : 244.

Habenaria thorelii Gagnep., ; Gagnep. & Guill., 1934 : 598.
Loc. — Champassak : Bassac, *Thorel.* — Sithandone : Khone, *Thorel.*

Bromheadia aporoides Reichenb. f., Otia Hamb., 1878 : 74.

Hooker f., 1890*a* : 20 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 325, fig. 247 ; A. D. Kerr, 1969 : 197.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0097* ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1942.*

Bulbophyllum affine Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 48.

Hooker f., 1890 : 756 ; King & Pantling, 1898 : 67, t. 91 ; Seidenf. & Smitin, 1961 : 378, fig. 285 ; A. D. Kerr, 1969 : 199.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1795, 1847* (C). — Sedone : Bolovens, *A. D. Kerr 1667.*

Bulbophyllum blepharistes Reichenb. f., Flora, 55, 18 : 278, 1872.

Hooker f., 1895 : 16, t. 25 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 364, fig. 273, t. XV ; Seidenf., 1970 : 340 ; A. D. Kerr, 1969 : 197.
Cirrhopetalum spicatum Gagnep., 1950 : 402.
Cirrhopetalum sp. ; Brix, 1962 : 9.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *Vidal 5624, 5625* (P!) ; Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0274.* — Borikhane : Phu Kadan, *Brix s.n.* — Sedone : Bolovens, *Poilane 28649* (P!).

Bulbophyllum bolovense, see *B. sessile.*

Bulbophyllum chlorostachys Schltr., Orchis, 6 : 66, 1912.

Seidenf. & Smitin., 1961 : 442, fig. 324, t. XVIII ; A. D. Kerr, 1969 : 199.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 0910.*

Bulbophyllum clarkeanum King & Pantl., Journ. As. Soc. Beng., 64 : 333, 1895.

King & Pantl., 1898 : 82, t. 114 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 399, fig. 301 ; A. D. Kerr, 1969 : 199.
Loc. — Vientiane : Vang Vieng, *A. D. Kerr 2095.*

Bulbophyllum crassipes Hk. f., Fl. Brit. Ind., 5 : 760, 1890.

Gagnep. & Guill., 1934 : 278 ; Seidenfaden, 1971 : 343, fig. 31.
Bulbophyllum careyanum auct. non Spreng. ; W. J. Hooker, 1845 : t. 4166.
Bulbophyllum sp. ; A. D. Kerr, 1971 : 160.
Loc. — Sedone : Bolovens, *A. D. Kerr 2707* (C!).

Bulbophyllum disciflorum, see *Trias disciflora.*

Bulbophyllum sec. **Epichrianthe**.

An unidentified species of this characteristic section listed by Seidenfaden (1966 : 64) from Vientiane : Phu Khao Khouai, may be the same as the plant mentioned by A. D. Kerr (1971 : 159) from the same locality as *Bulbophyllum* cf. *haniffii.*

Bulbophyllum fascinator (Rolfe) Rolfe, Bot. Mag., t. 8199, 1908.

Holttum, 1957 : 407 ; Seidenf., 1972 : 109, fig. 28.
Cirrhopetalum fascinator Rolfe ; Gagnep. & Guill., 1934 : 290.
Loc. — Attopeu : Attopeu Plateau, *Micholitz s.n.* (K!).

Bulbophyllum laoticum Gagnep., Bull. Mus. Paris, 2. ser., 2 : 146, 1930.

Gagnep. & Guill., 1934 : 280.
Loc. — Sanvannakhet : Road to Quangtri, 36 km from Savannakhet, *Poilane 11627* (P!).

Bulbophyllum flaviflorum (Liu L Su) Seidenf., comb. nov., Basionym :

Cirrhopetalum flaviflorum Liu L Su, Quart. J. Jaiwan Mus., 24 : 174, 1971.
Cirrhopetalum miniatum Rolfe, Kew Bull., 1913 : 28.
Stapf, *in* Bot. Mag., 151, t. 9109, 1929 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 287.

Loc. — « Upper Laos », *Valcke* fide STAPF. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 2178* (C!) ; Phu Pha, *A. D. Kerr 1134* (C!).

The occurence of this species in Laos is doubtful. VALCKE's plant is only known from a drawing in Kew that I have not seen. I have seen flowers from A. D. KERR's plants which are nearly identical with ROLFE's type specimen, except that the teeth on the column are much smaller, and KERR says that the colours are " off-white, lightly lined with purple ", the dorsal sepal and the petals lined with white hairs. I have not yet finished my studies of this complicated group of plants but will probably establish KERR's plant as a new species.

Bulbophyllum lepidum (Bl.) J. J. Smith, Fl. Buitenz., 6 : 471, fig. 361, 1905.

HOLTTUM, 1957 : 415 ; SEIDENF. & SMITIN., 1961 : 371, fig. 279, t. XV ; A. D. KERR, 1969 : 198.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0017.*

Bulbophyllum sp., near B. neilgherrense Wight, Icon. Pl. 5, t. 1650, 1852.

This as yet unidentified species, described by A. D. KERR (1969 : 199) was found by him in Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 0296* and Phu Pha, *A. D. Kerr 0605.*

Bulbophyllum odoratissimum Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 55.

HOOKER f., 1890 : 758 ; KING & PANTLING, 1898 : 79, t. 109 ; SEIDENF. & SMITIN., 1961 : 400, fig. 302 ; SEIDENF., 1966 : 65.
Loc. — Louang Prabang : Muong Kassy, *Seidenf. 830* (C!).

Bulbophyllum proboscideum (Gagn.) Seidenf. & Smitin., Orch. Thail., 1961 : 354.

SEIDENF., 1971 : 337, fig. 26.
Cirrhopetalum proboscideum Gagnep. ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 291.
Loc. — Champassak : Bassac, *Thorel s.n.* (P!).

Bulbophyllum retusiusculum Reichenb. f., Gard. Chron., 1869 : 1182.

Cirrhopetalum retusiusculum (Reichenb. f.) Hemsl. ; HOOKER f., 1890 : 776 ; A. F. G. KERR, 1933 : 232.
Loc. — Xieng Khouang : Phu Muten, *A. F. G. Kerr 0980* (P!) ; Phu Hua Sua, *A. F. G. Kerr s.n.* — Sedone : Bolovens, *Poilane 28600* (P!).

POILANE's plant is in Paris kept under the name *Cirrhopetalum andersonii.* I am at present working with a revision of the entities around LINDLEY's *Cirrhopetalum wallichii* from 1830 (not 1839 etc.), and the above identification must be considered preliminary.

Bulbophyllum rufinum Reichenb. f., Xenia Orch., 3 : 44, t. 219, fig. 1, 1900.

HOOKER f., 1890*a* : 188 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 278 ; SEIDENF. & SMITIN., 1961 : 434, fig. 325*a*, t. XVIII ; A. D. KERR, 1969 : 199.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0008.*

Bulbophyllum secundum Hooker f., Fl. Brit. Ind., 5 : 764, 1890.

KING & PANTLING, 1898 : 75, t. 101 ; SEIDENF. & SMITIN., 1961 : 427, fig. 320 ; TIXIER, 1967 : 959.
Loc. — sine loc., *Brix R 1926.*

Bulbophyllum sessile (Koen.) J. J. Smith, Fl. Buitenz., 6 : 448, fig. 340, 1905.

Holttum, 1957 : 451 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 396, t. XVII ; Seidenf., 1966 : 65 ; Tixier, 1963 : 27 ; A. D. Kerr, 1969 : 199.
Bulbophyllum bolovense Guill., 1957*a* : 500.
Loc. — Vientiane : Road to Ban Keun at km 28, *Tixier f. 218* (P!) ; Road to Paksane at km 38, *Tixier 2/f. 218* ; Phu Khao Khouai, *Seidenfaden 2072, 2964* (C!) ; Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0248.* — Sedone : Bolovens, *Tixier 4/f. 203.*

Bulbophyllum cf. **stenophyllum** Par. & Reichenb. f., Trans. Linn. Soc., 30 : 153, 1875.

Hooker f., 1890 : 758 ; A. D. Kerr, 1971 : 160.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 2151.*

Kerr's plant was not in flower, and the identification is uncertain.

Bulbophyllum stramineum var. **purpureum** Gagnep., Fl. de l'Indochine, 1934 : 288.

Cirrhopetalum gagnepainii Guill., 1964 : 397.
Loc. — Savannakhet : Bassin du Se Moun, *Harmand.*

This entity is very close to if not identical with *B. lepidum*, but this whole complex needs further study.

Bulbophyllum sutepense (Rolfe) Seidenf. & Smitin., Orch. Thail., 1961 : 366.

Seidenf. & Smitin., 1961 : fig. 299 (« B. sp. ») ; A. D. Kerr, 1969 : 197 ; Seidenf., 1971 : 339, fig. 29.
Loc. — Sedone : Bolovens, *A. D. Kerr 1652, 1663* (C!).

Bulbophyllum taeniophyllum Par. & Reichenb. f., Journ. Bot., n. ser., 3, 1874.

Seidenf., 1971 : 337, fig. 27-28.
Bulbophyllum fenestratum J. J. Sm. ; Holttum, 1957 : 411.
Bulbophyllum cf. *picturatum* auct., non (Lodd.) Rchb. f. ; A. D. Kerr, 1969 : 197.
Bulbophyllum pulchellum auct., non Ridl. ; A. D. Kerr, 1969 : 198.
Loc. — Vientiane : Vang Vieng, *A. D. Kerr 2054, 2175* (C!).

Bulbophyllum tripudians Par. & Reichenb. f., Trans. Linn. Soc., 30 : 154, 1875.

A. D. Kerr, 1969 : 197 ; Seidenf., 1970 : 341, fig. 15.
Bulbophyllum refractum auct., non Zoll. ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 163, fig. 272.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 2451* (C!) ; Ritaville, *A. D. Kerr 2768* (C!).

Bulbophyllum cf. **tortuosum** (Bl.) Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 50.

A. D. Kerr, 1969 : 199.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1528.*

A description of this plant, the identification of which is uncertain, is given by A. D. Kerr (l.c.).

Calanthe cardioglossa Schltr., Fedde Repert., 2 : 85, 1906.

Gagnep. & Guill., 1934 : 393 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 338, fig. 259, t. XIV ; A. D. Kerr, 1969 : 197.
Calanthe succedanea Gagnep. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 391.
Loc. — Vientiane : Phu Pha, *A. D. Kerr 0587.* — Champassak : Bassac, *Thorel 2629* (P!). — Saravane : Phu Set, *Poilane 16124* (P!). — Sedone : Bolovens, *Poilane 28659, 28661* (P!).

Calanthe crinita, see *Phaius crinita*.

Calanthe gracilis, see *Phaius longipes*.

Calanthe pulchra (Bl.) Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1833 : 250.

Holttum, 1957 : 157, fig. 26.
Calanthe curculigoides Lindl. ; Vidal, 1959 : 447.
Loc. — Louang Prabang, *Vidal 2555*.

I have not seen Vidal's plant ; the species was hitherto only recorded from Indonesia and Malaya, and as we have not yet found it in Thailand, I am somewhat doubtful about its occurence in Laos.

Calanthe succedanea, see *C. cardioglossa*.

Calanthe triplicata (Willemet) Ames, Phil. Journ. Sci., 2 : 326, 1907.

Seidenf. & Smitinand, 1965 : 793, t. XXXVII.
Calanthe veratrifolia R. Br. ; Holttum, 1957 : 154 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 389 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 337, fig. 258.
Loc. — Louang Prabang, *Perrotet 14* (P!). — Xieng Khouang, *Spire 488* (P!). — Savannakhet : Towards Lao Bao, *Poilane 13294* (P!) ; Sepone, *Poilane 12129* (P!). — Champassak : Bassac, *Thorel 2385* (P!). — sine loc., *Massie s.n.* (P!).

Calanthe veratrifolia, see *C. triplicata*.

Camarotis apiculata Reichenb. f., Bonplandia, 1 : 39, 1857.

Holltum, 1957 : 633 ; Seidenf. & Smitin., 1965 : 708, fig. 527 ; A. D. Kerr, 1969 : 210.
Sarcanthus thorelii Guill., 1930 : 331.
Camarotis pallida Lindl., A. F. G. Kerr, 1933 : 238.
Loc. — Vientiane : Muong Bo, *A. F. G. Kerr 0987* (P!) ; Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1508*.

I am not quite sure about the identification of A. F. G. Kerr's plant, which is in Paris ; it has buds only, and the leaves are different from our Thai specimens.

Camarotis pallida, see *C. apiculata*.

Cephalanthera longibracteata Bl., Orch. Arch. Ind., 1858 : 188, t. 65.

Gagnep. & Guill., 1934 : 628.
Loc. — Attopeu, *Harmand*.

Ceratostylis siamensis Rolfe ex Downie, Kew Bull., 1925 : 379.

A. F. G. Kerr, 1933 : 233 ; Seidenf., 1969 : 134, fig. 22.
Loc. — Xieng Khouang : Phu Muten, *A. F. G. Kerr s.n.*

Ceratostylis sp., A. D. Kerr, 1971 : 197.

Loc. — Khammouane : Pha Pek 1 300 m., *A. D. Kerr 2011* (C).

I have not yet been able to identify this plant.

Ceratostylis subulata Bl., Bijdr., 1825 : 304.

Holttum, 1957 : 493 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 316, fig. 240 ; A. D. Kerr, 1971 : 159.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 2772*.

The plant had no flowers, identification uncertain.

Chiloschista luniferus (Reichenb. f.) J. J. Smith, Fl. Buitenz., 6 : 553, fig. 419, 1905.

Seidenf. & Smitin., 1963 : 539, fig. 401, t. XXII ; A. D. Kerr, 1969 : 204.
Sarcochilus luniferus Reichenb. f. ; King & Pantling, 1898 : 207, t. 276.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1901* (C).

Cirrhopetalum, see *Bulbophyllum*.

Cleisomeria lanatus (Lindl.) Lindl. ex Don *in* Loud. Enc., 4. ed., Suppl. 2 : 1447, 1855.

Sarcanthus lanatus Lindl. ; Holttum, 1957 : 654 ; Seidenf. & Smitin., 1965 : 662, fig. 490 ; A. D. Kerr, 1969 : 208.
Uncifera maxilla-leonis Guill. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 512.
Loc. — Louang Prabang, *Spire 917* (P!). — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0176*. — sine loc., *Massie s.n.* (P!).

Cleisomeria pilosulum (Gagnep.) Seidenf. & Garay, Bot. Tidsskr., 67 : 120, 1972.

Cleisostoma pilosulum Gagnep., Gagnep. & Guill., 1934 : 490.
Sarcanthus sp. No. 2 ; Seidenf. & Smitin., 1965 : 664, fig. 491 ; A. D. Kerr, 1969 : 208.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0157, 1908* (C!).

Cleisostoma laoticum, see *Pomatocalpa siamensis*.

Cleisostoma pilosulum, see *Cleisomeria pilosulum*.

Cleisostoma rostratum (Lindl.) Garay, Bot. Mus. Leafl. Harvard, 23 : 174, 1972 (in print).

Sarcanthus laosensis Guill., 1963 : 650.
Loc. — Vientiane, *Tixier 2/55* (P!).

Cleisostoma thomatoglossa, see *Pelathanteria ctenoglossa*.

Cleisostoma wendlandorum, see *Pomatocalpa spicatum*.

Coelogyne calcicola Kerr, Journ. Siam. Soc. Nat., Hist., Suppl. 9 : 235, fig., 3, 1933.

Loc. — Xieng Khouang : Muong Cha, *A. F. G. Kerr 0978* (P!).

This plant seems very close to *C. barbata* Griff. The whole section Elatae and its representatives in our area needs revision.

Coelogyne cumingii Lindl., Edw. Bot. Reg., 26, Misc. 178, 1840.

Holttum, 1957 : 249 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 118, fig. 88 ; A. D. Kerr, 1971 : 155.
Loc. — Sedone : Bolovens plateau near Paksong, *A. D. Kerr 2763, 2867*.

Coelogyne elata Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 40.

King & Pantling, 1898 : 136, t. 188 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 315 ; Tixier, 1967 : 958.
Loc. — Xieng Khouang, *Poilane 2246* (P) ; Borikhane (?) : Phu Xao, *Brix s.n.*

Coelogyne flaccida Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 39.

King & Pantling, 1898 : 133, t. 183 ; A. F. G. Kerr, 1933 : 234 ; Seidenf. & Smitin., 1965 : 753, fig. 560.
Loc. — Xieng Khouang : Muong Cha, *A. F. G. Kerr 0969* (P!).

Coelogyne flavida Wall. ex. Hk. f., Fl. Brit. Ind., 5 : 839, 1890.

King & Pantling, 1898 : 138, t. 191 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 318 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 129, fig. 96.
Loc. — Xieng Khouang, *Spire 484* (P!).

Coelogyne fuscescens Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 ; 41.

King & Pantling, 1898 : 132, t. 181 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 318 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 122, fig. 82.
Loc. — Saravane : Phu Set, *Poilane 16117* (P!).

Coelogyne huettneriana Reichenb. f., Flora, 55 : 277, 1872.

Hooker f., 1890 : 830 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 112, fig. 84, t. III ; A. D. Kerr, 1969 : 189.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1536* (C).

Coelogyne laotica Gagnep., Bull. Mus. Paris, 2. ser., 2 : 425, 1930.

Gagnep. & Guill., 1934 : 311 ; A. D. Kerr, 1969 : 189.
Loc. — Champassak : between Bassac and Ubon, *Thorel* (P). — Sedone : Bolovens, *A. D. Kerr 1658.*

I have not studied this entity which may prove to be *C. ovalis.* Thorel's plant may have been collected in Thailand. A. D. Kerr's plant was without flowers.

Coelogyne longipes Lindl., Fol. Orch. Coel., 10, 1852.

Hooker f., 1890 : 839 ; King & Pantling, 1898 : 136, t. 189 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 126.
Loc. — sine loc., *Brix 10, fide* Tixier, 1967 : 958.

The earlier identifications of the representatives of the section Prolifera are in need of revision. Spire (1905 : 552) lists his No. 484 from Xieng Khouang under this name ; in Paris it is kept under *C. flavida*, where I have also entered it in accordance with Gagnep. & Guill.

Coelogyne nitida (Roxb.) Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 40.

A. D. Kerr, 1971 : 154.
Loc. — Sedone : Bolovens, *A. D. Kerr 2755* (C!).

A. D. Kerr sent me material of this plant, it is clearly proteranthous.

Coelogyne ochracea Lindl., Edw. Bot. Reg., 32, t. 89, 1846.

A. F. G. Kerr, 1933 : 234.
Loc. — Xieng Khouang : Phu Bia, *A. F. G. Kerr 0976* (K, P).

Mr. Hunt has kindly informed me that Kerr's plant is definitely hysteranthous.

Coelogyne parishii, see *C. virescens.*

Coelogyne prolifera Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 40.

Hooker f., 1890 : 838 ; King & Pantling, 1898 : 137, t. 190.
Loc. — Xieng Khouang : Phu Ka Bo, *Vidal 1654* (P!).

I am not sure about my identification of this plant.

Coelogyne rhodeana Reichenb. f., Gard. Chron., 1867 : 1901.

A. D. Kerr, 1969 : 189.
Coelogyne rossiana Reichenb. f. ; Hooker f., 1890 : 843 ; *Idem* 1890*a* : 193 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 312 ; Guill., 1956*b* : 549.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1842*. — Champassak : Bassac, *Thorel* (P). — Sedone : Bolovens, *Poilane 28655* (P). – Saravane (?) : between Mekong and Hue, *Harmand 1921* (P).

Coelogyne rossiana, see *C. rhodeana*.

Coelogyne trinervis Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 41.

Hooker f., 1890 : 832 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 115, fig. 85, t. IV ; Brix, 1962 : 7 ; A. D. Kerr, 1969 : 189.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0021*. — Borikhane : Paksane Rd. km 60, *A. D. Kerr 265* (C) ; Phu Kadan, *Brix s.n.*

Coelogyne virescens Rolfe, Kew Bull., 1908 : 70.

Seidenf. & Smitin., 1959 : 122, fig. 91, t. IV ; A. D. Kerr, 1971 : 155.
Coelogyne parishii auct., non Hk. f. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 312.
Loc. — Sedone : Bolovens, *A. D. Kerr 2848*. — Attopeu : Phu Lek Thai, *Harmand 1416* (P!).

Corymbis, see *Corymborkis*.

Corymborkis veratrifolia Bl., Fl. Java, 125, t. 42 & 43, 1, 1858.

Holttum, 1957 : 144, fig. 23 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 96.
Corymbis veratrifolia Bl. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 542, fig. 51.
Loc. — Saravane : from Mekong to Hue, *Harmand*.

Cymbidium aloifolium Sw., Nov. Act. Soc. Upps., 6 : 73, 1799.

Gagnep. & Guill., 1934 : 415.
Loc. — Louang Prabang, *Spire 926*. — Sayaboury : Paklay, *Spire 1485*, *Thorel s.n.* — Attopeu, *Harmand*.

" Flore de l'Indochine " gives a series of localities under this name (some of which are in Thailand and North Vietnam, not as indicated in Laos) ; the identity of these is uncertain. In the same group belong the plants listed as common by A. D. Kerr (1969 : 202) as *Cymbidium pubescens* Lindl. The whole complex around *C. aloifolium* needs revision.

Cymbidium ensifolium Sw., Nov. Act. Soc. Upps, 6 : 77, 1799.

Hooker f., 1890*a* : 13 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 423 ; Holttum, 1957 : 123 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 511, fig. 575 & 613 ; A. D. Kerr, 1969 : 202.
Loc. — Sayaboury : Paklay, *Thorel* ; Ban Na La, *Vidal 4177* (P!). — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0599*.

Cymbidium lancifolium Hk., Exot. Fl., t. 51, 1823.

Hooker f., 1890*a* : 9 ; King & Pantling, 1898 : 185, t. 147 ; A. F. G. Kerr, 1933 : 238 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 413 ; Holttum, 1957 : 518 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 512, fig. 377.
Loc. — Xieng Khouang : Phu Muten, *A. F. G. Kerr 01013*.

Cymbidium macrorhizon Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1833 : 162.

Hooker f., 1890*a* : 6 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 412 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 501, fig. 370.
Loc. — Louang Prabang : *Duc d'Orl.*

Cymbidium pubescens, see *C. aloifolium*.

Cymbidium sikkimense Hk. f., Fl. Brit. Ind., 6 : 9, 1890.

Hooker f., Ic. Plant., t. 2117, 1892 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 412.
Loc. — Louang Prabang : *Duc d'Orl.*

Cymbidium simulans Rolfe, Orch. Rev., 25 : 175, 1917.

Holttum, 1957 : 523 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 508, fig. 373, t. XXI ; Tixier, 1963 : 29 ; A. D. Kerr, 1969 : 202.
Loc. — By Tixier (l.c.) said to be common everywhere, especially in Louang Prabang. — Vientiane Plain, *A. D. Kerr* ***64, 328*** (C).

Presumably the plants mentioned under *C. aloifolium* above belong here.

Cymbidium sutepense Rolfe ex Downie, Kew Bull., 1925 : 382.

Seidenf. & Smitin., 1961 : 512 ; Seidenf., 1966 : 65.
Cymbidium eburneum var. *parishii* Hk. f. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 420.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *Seidenfaden* ***2981*** (C!).

Dendrobium acinaciforme Roxb., Fl. Ind., 3 : 487, 1832.

Hooker f., 1890 : 723 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 246 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 263, figs. 196 & 197 ; Seidenf., 1966 : 64 ; A. D. Kerr, 1969 : 193.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *Seidenfaden* ***2965*** (C!) ; Vientiane Plain, *A. D. Kerr* ***0075, 0076***.

Dendrobium aggregatum, see *D. lindleyi*.

Dendrobium aggregatum var. *jenkinsii*, see *D. jenkinsii*.

Dendrobium aloifolium (Bl.) Reichenb. f., Walp. Ann., 6 : 279, 1861.

Holttum, 1957 : 330 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 265, fig. 198 ; Tixier, 1963 : 26.
Dendrobium serra Lindl. ; Hooker f., 1890 : 722 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 247 ; Guill., 1959*a* : 522.
Loc. — Vientiane : Ban Keun, *Tixier s.n.* ; *Sigaldi* ***303*** (P). — Borikhane : At km 90 on the Vientiane-Paksane Road, *Tixier D3/55*.

Dendrobium anceps Sw., Vet. Akad. Nya Handl., 21 : 246, 1800.

Hooker f., 1890 : 246 ; King & Pantling, 1898 : 41, t. 54 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 245.
Loc. — Champassak : Bassac, *Thorel*.

Dendrobium aphyllum (Roxb.) C. E. C. Fischer, *in* Gamble : Fl. Madras, 1928 : 1416.

Dendrobium pierardii Roxb. ; Hooker f., 1890 : 738 ; King & Pantling, 1898 : 51, t. 72 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 220 ; Guill., 1956*a* : 484 ; *idem*, 1957 : 345 ; *idem*, 1959 : 270 ; *idem*, 1960*a* : 368 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 217, figs. 166 & 167, t. X ; Tixier, 1963 : 27 ; Seidenf., 1966 : 64.
Loc. — Louang Prabang, *Duc d'Orl. s.n.* ; *Seidenfaden*, « very common » (C) ; Muong Kassy, *Seidenfaden* « very common » (C) ; Col Den Din, *Seidenfaden* ***943, 964*** (C!). — Sayaboury (?) : Between Xieng Khouang and Paklay, *Thorel* (P!). — Vientiane : Between Vientiane and Paksane, *Tixier* ***6*** (P!) ; Vientiane, *Thorel* (P!) ; *Tixier f.* ***200*** (P!), *A. D. Kerr* ***0843***,

1913 ; Ban Keun, *Sigaldi 309* (P!). — Borikhane : Tha Bok, *Tixier.* — Khammouane : Nape, *Delacour s.n.* (P). — « Central Laos », *Harmand* (P!).

Dendrobium arachnites, see *D. unicum.*

Dendrobium bellatulum Rolfe, Journ. Linn. Soc., 36 : 10, 1903.

GAGNEP. & GUILL., 1934 : 226 ; SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 224, fig. 170 & 171, t. XXXIV ; A. D. KERR, 1969 : 192.
Loc. — Sedone : Bolovens, *A. D. Kerr 1645* (C).

Dendrobium binoculare Reichenb. f., Gard. Chron., 1869 : 785.

HOOKER f., 1890 : 747 ; A. D. KERR, 1969 : 192.
Loc. — Vientiane : 10 km south of Vang Vieng, *A. D. Kerr 2120* (C!).

Dendrobium braianense Gagnep., Bull. Mus. Paris, 2. ser., 10 (4) : 436, 1938.

GUILL., 1958*a* : 458 ; TIXIER, 1963 : 26.
Loc. — Xieng Khouang, *Tixier XXV/f. 178* (P).

It seems questionable if GAGNEPAIN is right in considering this plant different from *D. capillipes*, but I have not yet studied it sufficiently.

Dendrobium brymerianum Reichenb. f., Gard. Chron., 1875 : 323.

HOOKER f., 1890 : 745 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 220 ; SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 204 ; A. D. KERR, 1971 : 157.
Loc. — Xieng Khouang, *Spire 306, 486* (P). — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 2477.*

Dendrobium cathcartii Hk. f., Fl. Brit. Ind., 5 : 727, 1890.

KING & PANTLING, 1898 : 43, t. 57 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 241.
Loc. — Xieng Khouang : *Spire 158* (P).

The plant needs further study, it may be *D. salaccensis.*

Dendrobium chrysanthum Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 80.

HOOKER f., 1890 : 747 ; KING & PANTLING, 1898 : 55, t. 77 ; A. F. G. KERR, 1933 : 228 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 212 ; HOLTTUM, 1957 : 287 ; SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 198, fig. 155.
Loc. — Xieng Khouang : Marseille : Muong Cha, *A. F. G. Kerr 0968* (P!) ; Phu Muten, *A. F. G. Kerr s.n.* — Saravane : between Mekong and Hue, *Harmand.*

Dendrobium chrysotoxum Lindl., Edw. Bot. Reg., t. 36, 1847.

HOOKER f., 1890 : 750 ; A. F. G. KERR, 1933 : 228 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 218 ; HOLTTUM, 1957 : 282 ; SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 198, t. VII ; BRIX, 1962 : 8 ; SEIDENF., 1966 : 64 ; A. D. KERR, 1969 : 191.
Loc. — Xieng Khouang : Tatom, *A. F. G. Kerr 0957* (P) ; Phu Bia, *A. D. Kerr 1600* (C!) ; Mouang Kassy, *Seidenfaden 834.* — Vientiane : Phu Pha, *A. D. Kerr 0104* ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr s.n.* — Borikhane : Phu Kadan, *Brix s.n.*

Dendrobium chrysotoxum var. **delacourii** Gagn., Fl. d'Indochine, 1934 : 219.

Loc. — Khammouane : Nape, *Delacour* (P).

Dendrobium ciliatum, see *D. delacourii.*

Dendrobium clavatum, see *D. denneanum.*

Dendrobium crassinode Benson & Reichenb. f., Gard. Chron., 1869 : 164.

Holttum, 1957 : 288 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 210, fig. 162 ; Seidenf., 1966 : 64 ; A. D. Kerr, 1969 : 192.
Dendrobium pendulum Roxb. ; A. F. G. Kerr, 1933 : 231 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 257 ; Guill., 1959 : 270.
Loc. — Phong Saly : between Phong Saly and Lai Chau, *Poilane 25888* (P!) ; Sang Tau Ngai, *Poilane 25739* (P!). — Xieng Khouang : *A. D. Kerr 0105* ; Muong Cha, *A. F. G. Kerr 0964* (P!). — Vientiane : Phu Khao Khouai, *Seidenfaden 2955.*

Dendrobium crassinode var. **albiflorum** Reichenb. f., Gard. Chron., 1875 : 93.

Guill., 1959 : 270.
Loc. — Vientiane : *Tixier d 7/55* (P).

Dendrobium crepidatum Lindl. *in* Paxt. Fl. Gard., 1 : 63, 1850.

Hooker f., 1890 : 740 ; King & Pantling, 1898 : 48, t. 66 ; A. F. G. Kerr, 1933 : 228 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 213 ; Holttum, 1957 : 289 ; A. D. Kerr, 1971 : 157.
Loc. — Xieng Khouang : Muong Cha, *A. D. Kerr 2864* (C). — Sayaboury : Paklay, *Thorel.* — Borikhane, *A. F. G. Kerr 0952* (P). — Attopeu : *Harmand.*

Dendrobium cretaceum Lindl., Edw. Bot. Reg., t. 62, 1847.

W. J. Hooker, *in* Bot. Mag. t. 4686, 1852 ; Hooker f., 1890 : 736 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 212.
Loc. — Saravane : between Mekong and Hue, *Harmand.*

I did not find this plant in Paris.

Dendrobium crumenatum Sw., Schrad. Journ. Bot., 2 : 237, 1799.

Holttum, 1957 : 329 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 259, fig. 195, t. XI ; A. D. Kerr, 1969 : 193.
Loc. — Southern Laos, *A. D. Kerr 2000.*

Dendrobium crystallinum Reichenb. f., Gard. Chron., 1868 : 572.

Hooker f., 1890 : 739 ; A. F. G. Kerr, 1933 : 228 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 203 ; Guill., 1957 : 345 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 210, fig. 161, t. IX ; Guill., 1963 : 649 ; Tixier, 1963 : 26.
Loc. — Xieng Khouang : *Tixier XXII/56* ; Ta Wieng, *A. F. G. Kerr s.n.* ; Muong Awn, *A. F. G. Kerr 0962* (P!). — Vientiane : *Tixier XXIII/56* (P!) ; *A. D. Kerr 1074* (C!). — Khammouane : Ban Bo, Cammon, *Spire 478* (P!).

Dendrobium cumulatum Lindl., Gard. Chron., 1855 : 756.

Hooker f., 1890 : 731 ; King & Pantling, 1898 : 46, t. 63 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 776, fig. 582 ; Seidenf., 1966 : 64 ; A. D. Kerr, 1969 : 193.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *Seidenfaden 2956* (C!), *A. D. Kerr 0983, 1717* (C!).

Also a white form is present at Phu Khao Khouai.

Dendrobium dalhousianum, see *D. pulchellum.*

Dendrobium delacouri Guill., Bull. Mus. Paris, 30 : 522, 1924.

Gagnep. & Guill., 1934 : 217 ; Guill., 1958*a* : 458 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 230, fig. 174 ; Brix, 1962 : 8 ; Tixier, 1963 : 26 ; Seidenf., 1966 : 64 ; A. D. Kerr, 1969 : 193.
Loc. — Xieng Khouang : *Spire 177*, fide Spire 1905 : 522. — Vientiane : *Tixier D 1 & D 3* (P) ; *A. D. Kerr 0081, 0083* ; Phu Khao Khouai, *Seidenfaden 2961.* — Borikhane : Phu

Kadan, *Brix s.n.* — Khammouane : Pak Hin Boun, *Spire s.n.* (P) ; Ban Bo, Cammon, *Spire s.n.* — sine loc. : *Massie* (P!) ; *Counillon* (P!).

I here follow Guillaumin (1925 : 263) and Summerhayes (1955*a* : 587) in uniting *D. delacouri* and *D. ciliatum* Parish [non (Ruiz. & Pavon) Persoon], but undoubtedly there are at least two different forms in Thailand and Laos, and the question needs further study.

Dendrobium denneanum Kerr, Journ. Siam Soc. Nat. Hist., Suppl. 9 : 229, 1933.

Hunt & Summerhayes, 1961 : 110.
Dendrobium clavatum Lindl. (non Roxb.) ; King & Pantling, 1898 : 53, t. 60 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 203.
Loc. — Xieng Khouang : Muong Cha, *A. D. Kerr 0965* (P!). — Vientiane : *Vidal 1701* (P!). — sine loc. : *Delacour* (P).

A. F. G. Kerr also found a form without blotches on the lip (no. 0965A), which might be called *D. aurantiacum* Reichenb. f., the taxonomy here is quite complicated.

Dendrobium densiflorum Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 90.

Hooker f., 1890 : 748 ; King & Pantling, 1898 : 56, t. 79 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 214 ; Holttum, 1957 : 283.
Loc. — Phong Saly : *Poilane 26037* (P!). — Louang Prabang : Ban Long Nai, *Poilane 26140* (P!).

Dendrobium devonianum Paxt., Mag., 7 : 169, 1840.

Hooker f., 1890 : 743 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 221 ; Holttum, 1957 : 289 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 205, fig. 138 ; A. D. Kerr, 1969 : 192.
Loc. — Borikhane : Paksane, *A. D. Kerr 0837* (C).

Dendrobium dixanthum Reichenb. f., Gard. Chron., 1865 : 674.

Gagnep. & Guill., 1934 : 222 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 205, fig. 158 ; A. D. Kerr, 1969 : 192.
Loc. — sine loc., *A. D. Kerr 1998.*

Dendrobium draconis Reichenb. f., Bot. Zeit., 1862 : 214.

Hooker f., 1890 : 722 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 228 ; Holttum, 1957 : 296 ; Seidenf. & Smitin., 228, t. X ; Brix, 1962 : 8 ; A. D. Kerr, 1969 : 192.
Loc. — Phong Saly : *Poilane 26035* (P!). — Vientiane : *A. D. Kerr 0695.* — Borikhane : Phu Kadan, *Brix s.n.* — Savannakhet : Route 9 at km 243, *Poilane 13341b* (P!) ; at km 160, *Poilane 11528* (P!) ; Muong Phine, *Poilane 11489* (P). — Attopeu : *Harmand 1404* (P). — sine loc. : *Prince d'Orl.*, fide Finet 1903 : 299.

Finet (1903 : 299) lists Harmand 1404 as *D. cariniferum*, I have not studied the plant.

Dendrobium farmeri Paxt., Mag., 15 : 241, 1849.

King & Pantling, 1898 : 57, t. 80 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 216 ; Holttum, 1957 : 282 ; Guill., 1959*a* : 522 ; Tixier, 1963 : 27.
Loc. — Vientiane : *Tixier D 2/55.*

Guillaumin (1959*a* : 522) calls the Vientiane plant var. *albiflorum*. I found no specimen in Paris.

Dendrobium fimbriatum Hk., Exot. Fl., 1823, t. 71.

Hooker f., 1890 : 745 ; King & Pantling, 1898 : 58, t. 82 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 219 ; Holttum, 1957 : 289 ; Guill., 1959 : 270 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 202, t. VIII ; Seidenf., 1966 : 63 ; A. D. Kerr, 1971 : 157.
Loc. — Louang Prabang : *Poilane 20763* (P!). — Xieng Khouang : *Spire 476* (P!) ; Muong Kassy, *Seidenfaden 841A* ; Col Den Din, *Seidenfaden 983, 984, 1041* ; Muong Cha, *A. D. Kerr s.n.* — Vientiane : *Tixier XI/55.*

Both the var. *gibsonii* Finet and var. *oculata* Hk. f. occur in Laos.

Dendrobium findlayanum Par. & Reichenb. f., Trans. Linn. Soc., 30 : 149, 1875.

Hooker f., 1890 : 742 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 241 ; Holttum, 1957 : 290 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 214, fig. 164 ; A. D. Kerr, 1971 : 158.
Loc. — Xieng Khouang : Western edge of Plaine des Jarres, *A. D. Kerr 2887* (C).

Dendrobium friedericksianum Reichenb. f., Gard. Chron., 1887 : 648.

Gagnep. & Guill., 1934 : 255 ; Holttum, 1957 : 289 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 199, fig. 157, t. VIII ; Brix, 1962 : 8.
Loc. — Borikhane : Phu Kadan, *Brix s.n.*

I have not seen Brix's plant. The species was hitherto considered endemic in the southeastern most corner of Thailand.

Dendrobium gratiotissimum Reichenb. f., Bot. Zeit., 23 : 99, 1863.

Hooker f., 1890 : 743 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 221 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 212 ; Tixier, 1963 : 27.
Loc. — Vientiane : Vang Vieng, *Tixier s.n.* — Khammouane : Mahaxay, *Tixier s.n.*

Dendrobium hercoglossum Reichenb. f., Gard. Chron., 1886 : 487.

Gagnep. & Guill., 1934 : 208 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 213, fig. 163, t. XXXIV ; A. D. Kerr, 1969 : 192.
Loc. — Vientiane : Vang Vieng, *A. D. Kerr 2138* (C!) ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1721.*

Dendrobium heterocarpum Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 78.

Hooker f., 1890 : 737 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 241 ; Holttum, 1957 : 290 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 199, t. VIII ; A. D. Kerr, 1971 : 157.
Loc. — Sedone : Bolovens Plateau, *A. D. Kerr s.n.*

Dendrobium hildebrandii Rolfe, Kew Bull., 1894 : 182.

Seidenf. & Smitin., 1960 : 207 ; A. D. Kerr, 1969 : 192.
Loc. — Borikhane : Paksane, *A. D. Kerr 1854* (C).

Identification uncertain.

Dendrobium indivisum (Bl.) Miq., Fl. Ind. Bat., 3 : 630, 1859.

Holttum, 1957 : 332 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 269, fig. 201 ; Tixier, 1963 : 27 ; Seidenf., 1966 : 64 ; A. D. Kerr, 1969 : 194.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *Seidenfaden 2971* ; Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0067* ; *Tixier s.n.*

Dendrobium indivisum var. **lampangense** Rolfe ex Downie, Kew Bull., 1925 : 273.

Gagnep. & Guill., 1934 : 256 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 270, fig. 202 ; A. D. Kerr, 1969 : 194.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0068, 1256* (C!).

Dendrobium infundibulum Lindl., Journ. Linn. Soc., 3 : 16, 1859.

Hooker f., 1890 : 721 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 229 ; Holttum, 1957 : 296 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 224 ; A. D. Kerr, 1971 : 158.
Loc. — Xieng Khouang : Phu Bia (?), *A. D. Kerr 2760* (C). — Khammouane : Nape, *Delacour 177* (P!).

Dendrobium jenkinsii Wall. ex. Lindl., Edw. Bot. Reg., 25, t. 37, 1839.

Dendrobium aggregatum var. *jenkinsii* King & Pantling, 1898 : 61, t. 85 ; Guill., 1957 : 345 ; Tixier, 1963 : 26.
Loc. — Xieng Khouang, *Tixier VI/56.*

I have not found this plant in Paris.

Dendrobium kentrophyllum Hk. f., Fl. Brit. Ind., 5 : 725, 1890.

Holttum, 1957 : 339 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 276, fig. 207, t. XII ; Seidenf., 1966 : 64 ; A. D. Kerr, 1969 : 194.
Loc. — Xieng Khouang : Muong Kassy, *Seidenfaden 808, 845.* — Vientiane : Vang Vieng, *A. D. Kerr 2063.* — Sedone : Bolovens, *A. D. Kerr 0975.*

Dendrobium leonis (Lindl.) Reichenb. f., Walp. Ann., 6 : 280, 1861.

Holttum, 1957 : 334 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 272, fig. 204, t. XII ; A. D. Kerr, 1969 : 194.
Loc. — Southern Laos, *A. D. Kerr 2354.*

Dendrobium lindleyi Steudel, Nomencl., 2. ed., 1 : 490, 1840.

Dendrobium aggregatum auct., non Kunth. ; King & Pantling, 1898 : 60, t. 85 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 205 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 192 ; Brix, 1962 : 7 ; Tixier, 1963 : 26 ; Seidenf., 1966 : 64 ; A. D. Kerr, 1969 : 191.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *Seidenfaden 2973* ; Ban Keun, *Tixier s.n.* ; Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0100* (C!). — Borikhane : Phu Kadan, *Brix s.n.*

Dendrobium lituiflorum Lindl., Gard. Chron., 1856 : 372.

Hooker f., 1890 : 740 ; Holttum, 1957 : 290 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 213, t. X ; A. D. Kerr, 1969 : 192.
Loc. — Louang Prabang : Muong Xuong, *Poilane 20676* (P!). — Vientiane : Vang Vieng, *A. D. Kerr 1305, 2001* (C).

Dendrobium loddigesii Rolfe, Gard. Chron., 1887 : 155.

Hooker f., 1890*a* : 187 ; Schlechter, 1919 : 212 ; A. F. G. Kerr, 1933 : 229.
Loc. — Xieng Khouang : Muong Cha, *A. F. G. Kerr 0970.*

Dendrobium macraei, see *Ephemerantha macraei.*

Dendrobium mannii Ridl., Journ. Linn. Soc., 32 : 246, 1896.

Holttum, 1957 : 333 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 271, fig. 203 ; A. D. Kerr, 1969 : 194.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0303.*

Dendrobium marseillei Gagnep., Bull. Mus. Paris, 2. ser., 6, (1) : 119, 1934.

Loc. — Xieng Khouang, *Marseille* (P).

Dendrobium moschatum Sw., Schrad. Nat. Journ., 1 : 94, 1806.

King & Pantling, 1898 : 60, t. 84 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 216 ; Holttum, 1957 : 291 ;

SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 201, t. VIII ; BRIX, 1962 : 8 ; SEIDENF., 1966 : 64 ; TIXIER, 1963 : 27 ; A. D. KERR, 1969 : 192.

Loc. — Xieng Khouang : Col Den Din, *Seidenfaden 956, 970, 1004.* — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 924* ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 930* (C!) ; Vang Vieng, *Tixier s.n.* — Borikhane : Phu Kadan, *Brix s.n.* — Saravane : between Mekong and Hue, *Harmand.*

Dendrobium multilineatum Kerr, Journ. Siam Soc. Nat. Hist., Suppl. 9, 2 : 230, fig. 2, 1933.

Loc. — Xieng Khouang : Phu Bia, *A. F. G. Kerr 0972* (P).

Dendrobium nathanielis Reichenb. f. *in* Schill. Cat. Orch., ed. 3 : 26, 1857.

HOOKER f., 1890 : 724 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 245 ; SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 268 ; A. D. KERR, 1971 : 158.

Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 2803.*

Identification uncertain, plant without flowers.

Dendrobium nobile Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 24.

HOOKER f., 1890 : 740 ; A. F. G. KERR., 1933 : 231 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 205 ; HOLTTUM, 1957 : 291 ; SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 210, t. XXXIV ; A. D. KERR, 1969 : 192.

Loc. — Xieng Khouang : Muong Cha, *A. F. G. Kerr 0966* (P) ; Tranninh, *Micholitz.* — Sayabouty : Paklay, *Thorel* (P). — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1954* (C) ; Phu Pha, *A. D. Kerr 0646, 2441* ; Wat Prabat, Vientiane, *A. D. Kerr 0477* ; Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0479, 0476, 0731.* — Saravane : *Poilane 13811* (P).

A. D. KERR (l.c.) describes several different varieties.

Dendrobium pachyglossum Par. & Reichenb. f., Trans. Linn. Soc., 30 : 149, 1875.

HOOKER f., 1895 : t. 12 ; HOLTTUM, 1957 : 342 ; SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 281, t. XXXVI ; A. D. KERR, 1969 : 194.

Loc. — Vientiane : Phu Pha, *A. D. Kerr 0807* (C!) ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1766.*

Dendrobium palpebrae Lindl., Journ. Hort. Soc., 5 : 33, 1849.

GAGNEP. & GUILL., 1934 : 223 ; SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 194, t. VI ; BRIX, 1962 : 8 ; A. D. KERR, 1969 : 191.

Loc. — Vientiane : Phu Pha 600 m, *A. D. Kerr 0625, 0628* (C). — Borikhane : Phu Kadan, *Brix s.n.*

Dendrobium parishii Reichenb. f., Bot. Zeit., 21 : 277, 1863.

HOOKER f., 1890 : 740 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 211 ; GUILL., 1956*a* : 484 ; HOLTTUM, 1957 : 292 ; SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 213, t. IX ; TIXIER, 1963 : 27 ; GUILL., 1964 : 397 ; A. D. KERR, 1971 : 158.

Loc. — Louang Prabang : *Duc d'Orl.* (P) ; Nam Khan, *A. D. Kerr 2868, 2878* (C!). — Borikhane : At km 90 on the Vientiane-Paksane Road, *Tixier 5/55* (P). — Champassak : Bassac, *Thorel.*

Dendrobium pendulum, see *D. crassinode.*

Dendrobium pierardii, see *D. aphyllum.*

Dendrobium poilanei Guill., Bull. Mus. Paris, 31 : 263, 1925.

GAGNEP. & GUILL., 1934 : 225.

Loc. — Khammouane : Nape, *Delacour.*

I did not find this plant in Paris.

Dendrobium primulinum Lindl., Gard. Chron., 1868 : 223.

HOOKER f., 1890 : 725 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 211 ; HOLTTUM, 1957 : 293 ; SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 217, t. XI ; SEIDENF., 1966 : 64 ; A. D. KERR, 1969 : 192.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *Seidenfaden 2954* ; *A. D. Kerr 1955* (C) ; Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0641.*

Dendrobium pulchellum Roxb. ex Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 82.

HOLTTUM, 1957 : 293 ; SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 203, t. VIII ; A. D. KERR, 1969 : 192.
Dendrobium dalhousianum Wall. ; HOOKER f., 1890 : 743 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 214 ; GUILL., 1957 : 345 ; *idem* 1961*b* : 434 ; TIXIER, 1963 : 26.
Loc. — Louang Prabang : *Massie* (P!) ; *Duc d'Orl.* (P!). — Sayaboury : Paklay, *Spire 1486* (P!). — Vientiane : Vientiane Plain, *Tixier 5/55* ; *A. D. Kerr 0670.* — sine loc. : *Dore* (P!).

Dendrobium revolutum Lindl., Edw. Bot. Reg., 26, Misc. 51, 1840.

GAGNEP. & GUILL., 1934 : 207 ; HOLTTUM, 1957 : 323 ; SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 248, fig. 186 ; SEIDENF., 1966 : 64 ; A. D. KERR, 1969 : 193.
Loc. — Xieng Khouang : Tranninh, *Spire 483* (P!). — Vientiane : Phu Khao Khouai, *Rondon 19* (C!). — *A. D. Kerr 0882* (C!) ; Savannakhet : A Chieng, Sepone, *Poilane 12185* (P!) ; Champassak : Bassac, *Thorel* (P!).

Dendrobium rivesii Gagnep., Bull. Mus. Paris, 2. ser., 2 : 238, 1930.

GAGNEP. & GUILL., 1934 : 251 ; GAGNEP., 1951 : 118.
Loc. — sine loc., *Simond*, fide GAGNEP. l.c.

Dendrobium salaccense (Bl.) Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 86.

HOLTTUM, 1957 : 341 ; SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 279, fig. 209, t. XII ; A. D. KERR, 1969 : 194.
Loc. — Vientiane : Vang Vieng, *A. D. Kerr 2058.*

Identification uncertain, the plant had no flowers.

Dendrobium scabrilingue Lindl., Journ. Linn. Soc., 3 : 25, 1859.

HOOKER f., 1890 : 735 ; SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 227 ; figs. 172 & 579, t. XXXV ; A. D. KERR, 1969 : 192.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1770.*

Dendrobium sculptum Reichenb. f., Xen. Orch., 2 : 131, t. 146, 1874.

KRAENZLIN, 1910 : 87 ; A. D. KERR, 1969 : 193.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 0984.*

I doubt the identification of this plant, and believe it may be *D. wattii*, but have not finished studying it.

Dendrobium secundum (Bl.) Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 81.

HOOKER f., 1890 : 730 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 240 ; GUILL., 1956*a* : 484 ; HOLTTUM, 1957 : 316 ; SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 243, t. XXXV ; TIXIER, 1963 : 27 ; A. D. KERR, 1969 : 193.
Loc. — Xieng Khouang (?) : Na Luong, *Spire 1749b* (P!). — Sayaboury : Paklay, *Spire 1489* (P!). — Vientiane : *Tixier 8/55* ; *A. D. Kerr 0089.* — Attopeu, *Harmand 1091* (P!).

Dendrobium senile Par. & Reichenb. f., Gard. Chron., 1865 : 434.

A. F. G. KERR, 1933 : 231 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 223 ; SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 193, t. VII ; A. D. KERR, 1969 : 191.

Loc. — Xieng Khouang : Tatom, *A. F. G. Kerr 0960* (P!). — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 2225, 2229* (C!).

Dendrobium serra, see *D. aloifolium*.

Dendrobium sulcatum Lindl., Edw. Bot. Reg., t. 65, 1838.

Hooker f., 1890 : 749 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 205, t. IX ; Seidenf., 1966 : 64.
Loc. — Xieng Khouang : Col Den Din, *Seidenfaden 954* (C!).

Dendrobium superbum var. **delacourii** Gagn. & Guill., Fl. d'Indochine, 1934 : 210.

Loc. — sine loc., *Delacour* (P).

D. superbum is a synonym of *D. anosmum* Lindl. I have not studied Delacour's plant.

Dendrobium thyrsiflorum Reichenb. f., Ill. Hort., 22, t. 207, 1875.

Holttum, 1957 : 283 ; Seidenf. & Smitin., 1934 : 195, t. VI ; A. D. Kerr, 1971 : 157.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 2799* (C!).

Dendrobium trigonopus Reichenb. f., Gard. Chron., 1887 : 682.

Gagnep. & Guill., 1934 : 238 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 193 ; Seidenf., 1966 : 64 ; A. D. Kerr, 1969 : 191.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *Rondon 118* (C!) ; *A. D. Kerr 2479, 2481* (C!).

Dendrobium trinervium Ridl., Journ. Linn. Soc., 32 : 242, 1896.

Seidenf. & Smitin., 1960 : 232 ; A. D. Kerr, 1969 : 193.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0330*.

I doubt the identification of this plant.

Dendrobium unicum Seidenf., Bot. Tidsskr., 65 : 332, fig. 12, 1970.

Dendrobium arachnites auct., non Reichenb. f., Guill., 1959*a* : 522 ; A. D. Kerr, 1969 : 194 ; *Idem*, 1971 : 162.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 2275* (C!) ; Ritaville, *Lecoufle s.n.* (P!). — Sedone : Bolovens, *A. D. Kerr s.n.* (C!).

Dendrobium wattii (Hk. f.) Reichenb. f., Gard. Chron., 1882 : 725.

Hooker f., 1890 : 721 ; Guill., 1953 : 189.
Loc. — Phong Saly : between Phong Saly and Lai Chau at the frontier, *Poilane 25892* (P).

Donacopsis laotica, see *Arundina graminifolia* and *Eulophia pauciflora*.

Doritis pulcherrima Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1833 : 178.

Hooker f., 1890*a* : 31 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 455 ; Holttum, 1957 : 671 ; Brix, 1962 : 9 ; Seidenf. & Smitin., 1963 : 540, fig. 402, t. XXII ; A. D. Kerr, 1969 : 205.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 0885*. — Borikhane : Phu Kadan, *Brix*. — Sedone : Se Namnoi, Bolovens, *Wall 2* (P!). — Sithandone (?) : Phu Thai, *Harmand* (P!) ; Mekong, *Harmand* (P!).

Drymoda siamensis Schltr., Fedde Repert., 3 : 170, 1906.

Gagnep. & Guill., 1934 : 305 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 457, fig. 338 ; A. D. Kerr, 1969 : 201.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 2483* (C!).

Ephemerantha fimbriata (Bl.) Hunt & Summerhayes, Taxon, 10, 4 : 103, 1961.

Seidenf. & Smitin., 1965 : 770, t. XXXIV ; Seidenf., 1966 : 63 ; A. D. Kerr, 1969 : 191.
Dendrobium fimbriatum Bl. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 263.
Dendrobium plicatile Lindl. ; Holttum, 1957 : 267 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 186.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *Seidenfaden 2968* (C!) ; *A. D. Kerr 0872, 981* (C).

Ephemerantha macraei (Lindl.) Hunt & Summerhayes, Taxon, 10, 4 : 105, 1961.

Dendrobium macraei Lindl. ; Hooker f., 1890 : 714 ; King & Pantling, 1898 : 61, t. 86 ; Guill., 1965*a* : 198.
Loc. — Vientiane : *Tixier 16/56* (P).

Epigeneium clemensiae Gagnep., Bull. Mus. Paris, 2. ser., 4 : 595, 1932.

Gagnep. & Guill., 1934 : 263.
Epigeneium delacourii Gagnep. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 263.
Loc. — Khammouane : Nape, *Delacour* (P).

Epigeneum delacourii, see *E. clemensiae.*

Epipogium roseum (D. Don) Lindl., Journ. Linn. Soc., 1 : 177, 1857.

A. F. G. Kerr, 1933 : 243 ; Holttum, 1957 : 107 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 65, fig. 45.
Epipogon nutans Reichenb. f. ; King & Pantling, 1898 : 253, t. 33 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 585.
Loc. — Vientiane : Pak Munung, *A. F. G. Kerr 0984.*

Eria acervata Lindl., Paxt. Fl. Gard., 1 : 170, 1850.

Hooker f., 1890 : 796 ; King & Pantling, 1898 : 123, t. 170 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 308, fig. 230 ; Tixier, 1963 : 28 ; A. D. Kerr, 1969 : 195.
Loc. — Louang Prabang : *Tixier s.n.* — Xieng Khouang : Phu Bia, *A. D. Kerr 1609, 1880* (C). — Vientiane : *Tixier s.n.* ; Vang Vieng, *A. D. Kerr 2168.*

Eria albidotomentosa (Bl.) Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 66.

Gagnep. & Guill., 1934 : 347 ; Holttum, 1957 : 375 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 290, fig. 219 ; Brix, 1962 : 7 ; Seidenf., 1966 : 64 ; A. D. Kerr, 1969 : 194.
Loc. — Louang Prabang : Muong Kassy, *Seidenfaden 780, 784, 897, 927.* — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 2319* ; Phu Pha, *A. D. Kerr 2654* (C!). — Borikhane : Phu Kadan, *Brix.* — Champassak : between Bassac and Ubon, *Thorel* (P).

Eria amica Reichenb. f., Xen Orch., 2 : 162, t. 168, 1874.

Hooker f., 1890 : 800 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 308 (figure questionable) ; A. D. Kerr, 1969 : 195.
Loc. — Vientiane : Phu Pha, *A. D. Kerr 0618* ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1783.*

Eria biflora Griff., Notules, 3 : 302, 1851.

Holttum, 1957 : 372 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 300 ; A. D. Kerr, 1971 : 159.
Loc. — Sedone : Bolovens Plateau, *A. D. Kerr 2653.*

Eria bractescens Lindl., Edw. Bot. Reg., 27, Misc. 18, 1841.

Hooker f., 1890 : 796 ; King & Pantling, 1898 : 120, t. 166 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 354 ; Holttum, 1957 : 388 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 305, fig. 228 ; Tixier, 1963 : 28 ; A. D. Kerr, 1969 : 195.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *Tixier* ; *A. D. Kerr 0022* (C). — sine loc. : *Counillon* (P).

Eria convallarioides, see *E. spicata*.

Eria chrysobrachteata, see *E. truncata*.

Eria dasyphylla Par. & Reichenb. f., Trans. Linn. Soc., 30 : 147, 1875.

Hooker f., 1890 : 808 ; King & Pantling, 1898 : 128, t. 177 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 285, fig. 213 ; A. D. Kerr, 1969 : 194.
Trichotosia dasyphylla (P. & R.) Krzl. ; A. F. G. Kerr, 1933 : 233.
Loc. — Xieng Khouang : Phu Hua Sua, *A. F. G. Kerr 0981* (P!). — Vientiane : Phu Pha, *A. D. Kerr 0547* ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1930, 1932* (C).

Eria evrardii Gagnep., Bull. Mus. Paris, 2. ser., 2 : 307, 1930.

Gagnep. & Guill., 1934 : 361.
Loc. — Sayaboury : Paklay, *Thorel* (P).

I have not studied Thorel's plant which may well turn out to be either *E. microphylla* or *E. rotundifolia*, cf. Guill., 1956 : 24 and 1956*a* : 486.

Eria flava Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 65.

Hooker f., 1890 : 801 ; King & Pantling, 1898 : 126, t. 175 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 360 ; Guill., 1958 : 303 ; Tixier, 1963 : 28.
Loc. — Vientiane : *Tixier V/56* (P). — Borikhane : Paksane, *Tixier s.n.* — Attopeu : Phu Lek Fai, *Harmand* (P).

Eria javanica (Sw.) Bl., Rumphia, 1 : 23, 1836.

Holttum, 1957 : 377 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 289, fig. 218, t. XIII ; Seidenf., 1966 : 64 ; A. D. Kerr, 1969 : 194.
Loc. — Xieng Khouang : Col Den Din, *Seidenfaden 965, 996, 1007, 1008.* — Vientiane : Vang Vieng, *A. D. Kerr 2145.*

Eria muscicola Lindl., Journ. Linn. Soc., 3 : 47, 1858.

Hooker f., 1890 : 789 ; King & Pantling, 1898 : 117, t. 159 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 289, fig. 217 ; A. D. Kerr, 1969 : 194.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1811, 2386* (C).

Eria ornata (Bl.) Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 66.

Holttum, 1957 : 375 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 293 ; A. D. Kerr, 1969 : 194.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0686.*

Eria paniculata Lindl., *in* Wall. Pl. As. Rar., 1 : 32, t. 36, 1830.

Hooker f., 1890 : 789 ; King & Pantling, 1898 : 126, t. 174 ; A. F. G. Kerr, 1933 : 232 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 349 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 295, fig. 223 ; A. D. Kerr, 1969 : 194.
Loc. — Houa Phan : Samneua, *Poilane 2065* (P!). — Xieng Khouang : Muong Cha, *A. F. G. Kerr 0967.* — Attopeu : *Harmand 1375* (P!). — Sedone : Bolovens, *A. D. Kerr 1891, 1917* (C).

Eria pannea Lindl., Edw. Bot. Reg., 28, Misc. 64, 1842.

Hooker f., 1890 : 804 ; King & Pantling, 1898 : 127, t. 176 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 343 ; Holttum, 1957 : 380 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 294 ; A. D. Kerr, 1969 : 194.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1776, 1780.* — Sedone : Bolovens, *A. D. Kerr 1648, 1691, 1893.*

Eria perpusilla Par. & Reichenb. f., Trans. Linn. Soc., 30 : 148, 1875.

SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 288, fig. 216 ; A. D. KERR, 1969 : 194.
Loc. — Vientiane : Phu Pha, *A. D. Kerr 1374* ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 0955*.

Eria poilanei Gagnep., Bull. Mus. Paris, 2. ser., 2 : 310, 1930.

GAGNEP. & GUILL., 1934 : 355 ; GUILL., 1958*a* : 459.
Loc. — Louang Prabang : *Tixier E 3/55*.

Eria pulchella (Lindl.) Lindl., Edw. Bot. Reg., 27, Misc. 52, 1841.

HOOKER f., 1890 : 801 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 335 ; HOLTTUM, 1957 : 372 ; SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 293, fig. 221 ; A. D. KERR, 1969 : 194.
Loc. — Vientiane : Phu Pha, *A. D. Kerr 0793, 2426* (C!).

Eria rufinula Reichenb. f., Hamb. Gartenz., 19 : 13, 1863.

HOOKER f., 1890 : 807 ; KING & PANTLING, 1898 : 128, t. 178 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 360 ; SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 782, fig. 589.
Loc. — Savannakhet : Se Moun, *Harmand 234* (P).

Eria spicata (D. Don) Hand.-Mazz., Symb. Sin., 7 : 1352, 1936.

SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 306, fig. 229 ; TIXIER, 1963 : 28 ; A. D. KERR, 1969 : 195.
Eria convallarioides Lindl. ; HOOKER f., 1890 : 791 ; KING & PANTLING, 1898 : 118, t. 161 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 359 ; GUILL., 1959*a* : 524.
Loc. — Xieng Khouang, *Tixier 13/56*. — Vientiane : Vang Vieng, *A. D. Kerr 2069, 2345* (C!). — Saravane : between Dasia and Ban Thateng, *Poilane 15548* (P!).

Eria tomentosa (Retz.) Hk. f., Fl. Brit. Ind., 5 : 803, 1890.

SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 220, t. XXXVI ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 347 ; A. D. KERR, 1969 : 194.
Loc. — Louang Prabang : *Thorel 3381* (P!) ; between Nguen and Nam Ho, *Poilane 26178* (P!). — Sayaboury : Paklay, *Thorel s.n.* (P!). — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 2281*.

Eria truncata Lindl., Journ. Linn. Soc., 3 : 58, 1858.

SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 300, fig. 225.
Eria chrysobracteata Schltr. ; A. F. G. KERR, 1933 : 232 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 352.
Eria trilamellata Rolfe ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 365.
Loc. — Xieng Khouang : Phu Bia, *A. F. G. Kerr 0974*. — Vientiane : Pak Munung, *A. F. G. Kerr s.n.*

Eulophia andamanensis Reichenb. f., Flora, 55, 18 : 276, 1872.

HOOKER f., 1890*a* : 6 ; *Idem*, 1895 : 32, t. 52 ; SEIDENF., 1971 : 346.
Eulophia keithii Ridl. ; HOLTTUM, 1957 : 536, fig. 157 ; SEIDENF. & SMITIN., 1961 : 483, fig. 358, t. XXI ; A. D. KERR, 1969 : 201.
Eulophia poilanei Gagnep. ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 405.
Loc. — sine loc., *A. D. Kerr 1750, 1756* (C!).

Eulophia burkei Rolfe ex Downie, Kew Bull., 1925 : 480.

A. F. G. KERR, 1933 : 238 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 404 ; SEIDENF. & SMITIN., 1961 : 490, fig. 363.
Loc. — Xieng Khouang : Muong Awn, *A. F. G. Kerr 0961* (P!). — Sayaboury : Paklay, *Thorel* (P!).

Eulophia dufossei Guill., Bull. Soc. Bot. Fr., 77 : 337, 1930.

Gagnep. & Guill., 1934 : 402.
Eulophia sp. ; A. D. Kerr, 1971 : 161.
Loc. — Vientiane : Tha Ngon, on rt. 11 at km 22, *A. D. Kerr 2853* (C!).

This species, hitherto only found once in Cambodia was present in alcohol material, sent me by A. D. Kerr, and I have made a sketch of the flower in fig. 2.

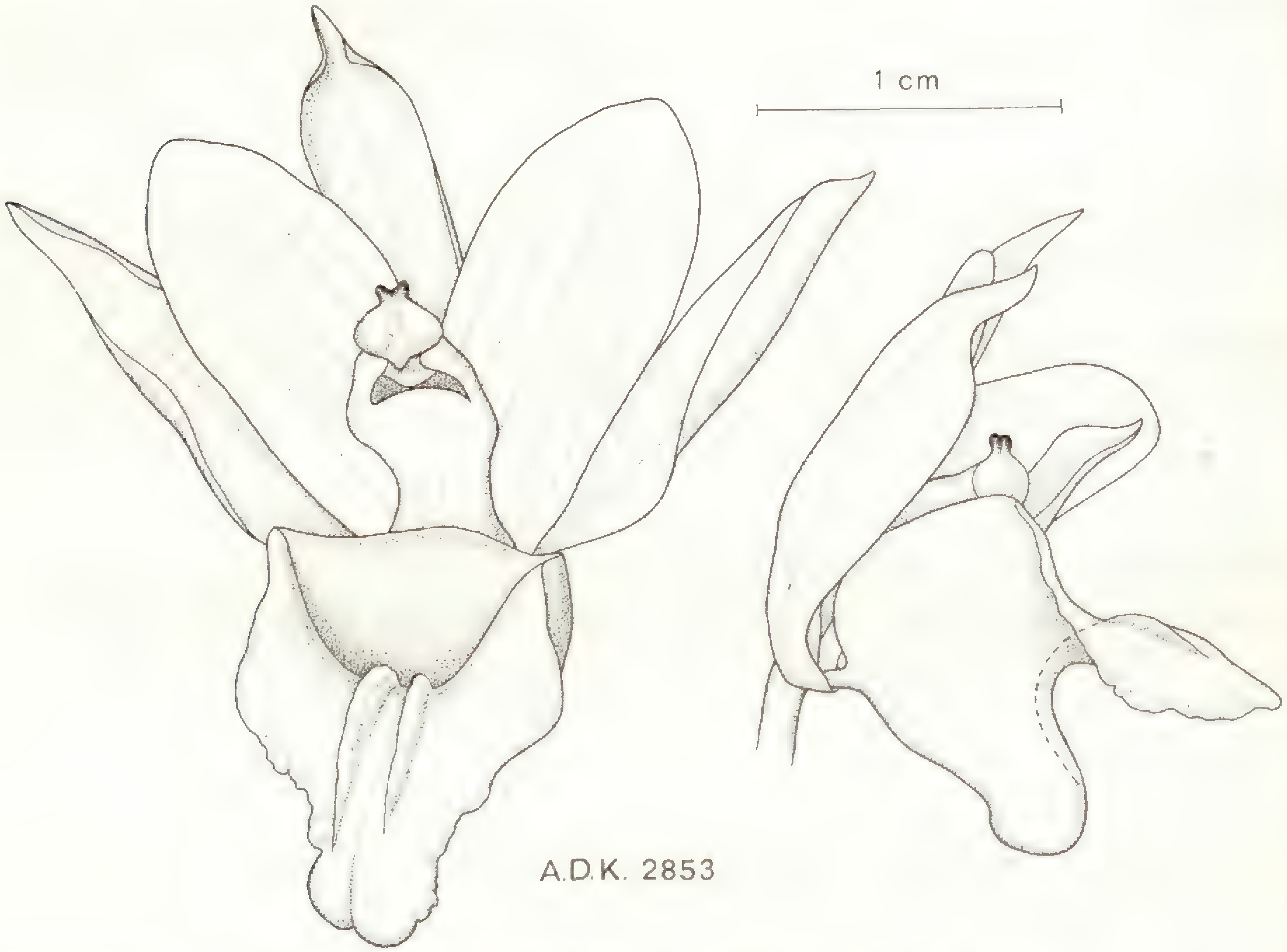


Fig. 2. — *Eulophia dufossei* Guill. Flower from front and side.

Eulophia flava (Lindl.) Hk. f., Fl. Brit. Ind., 6 : 7, 1890.

Gagnep. & Guill., 1934 : 404.
Loc. — Gagnep. & Guill. (l.c.) give the locality as " Laos : Binh-noi, près de Chu (*Couderc*) ".

There is a river named Chu in the province of Houa Phan, but I have not been able to trace a place named Binh-noi. On the other hand there is a village named Ban Binh close to the town Chu east of Hanoi, so I suspect the locality is in North Vietnam.

Eulophia geniculata King & Pantling, Journ. As. Soc. Beng., 64, 3 : 337, 1895.

King & Pantling, 1898 : 178, t. 240 ; Seidenf., 1972 : 115, fig. 31.
Eulophia massiei Guill. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 402.

Eulophia sp. ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 497, fig. 369 ; A. D. Kerr, 1969 : 201.
Loc. — Vientiane : Paksane road at km 20, *A. D. Kerr 2672* (C!). — sine loc., *Massie* (P!).

Eulophia graminea Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1833 : 182.

Hooker f., 1890*a* : 2 ; King & Pantling, 1898 : 176, t. 238 ; Holttum, 1957 : 534 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 483, fig. 357 ; t. XX, A. D. Kerr, 1969 : 201.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1428, 1521* (C!).

Eulophia keithii, see *E. andamanensis.*

Eulophia massiei, see *E. geniculata.*

Eulophia nuda Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1833 : 180.

Hooker f., 1890*a* : 6 ; King & Pantling, 1898 : 180, t. 243 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 492, figs. 365 & 366.
Loc. — Savannakhet : Seno, *Vidal 1727* (P!).

Eulophia pauciflora Guill., Bull. Soc. Bot. Fr., 77 : 338, 1930.

Gagnep. & Guill., 1934 : 403, fig. 36 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 495, fig. 367.
Donacopsis laotica Gagnep. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 410 p.p. fig. 36, 16-23.
Loc. — Sithandone : Khone, Khong, *Thorel* (P!). — sine loc. : *Massie* (P!).

Galeola integra Rolfe ex Downie, Kew Bull., 1925 : 409.

A. F. G. Kerr, 1933 : 241 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 633 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 54.
Loc. — Vientiane : Phu That, *A. F. G. Kerr 0982* (C!K).

It is questionable if this entity can be kept separate from *G. javanica.*

Galeola pusilla, see *Aphyllorchis pusilla.*

Gastrochilus bellinus (Reichenb. f.) Kze., Rev. Gen., 2 : 661, 1891.

Seidenf. & Smitin., 1963 : 633, fig. 475, t. XXIX ; A. D. Kerr, 1969 : 208.
Loc. — Vientiane : Pha Pek, *A. D. Kerr 2007.*

Gastrochilus dasypogon (Lindl.) Kze., Rev. Gen., 2 : 661, 1891.

Seidenf. & Smitin., 1963 : 629, fig. 473, t. XXIX ; A. D. Kerr, 1969 : 208.
Saccolabium dasypogon Lindl. ; Hooker f., 1890*a* : 66 ; King & Pantling, 1898 : 229, t. 294.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0159, 2320* (C!).

Geodorum attenuatum Griff., Calc. Journ. Nat. Hist., 5 : 358, t. 24, 1865.

A. F. G. Kerr, 1933 : 238.
Geodorum candidum Lindl. ; Hooker f., 1890*a* : 17.
Loc. — Vientiane : Muong Bo, *A. F. G. Kerr 0989.*

I have not sufficiently studied this complicated genus : the identification of this and the species mentioned below must be considered questionable.

Geodorum dilatatum R. Br., *in* Aiton : Hort. Kew, ed. 2, 5 : 207, 1813.

Loc. — Savannakhet : Seno, *Vidal 1726* (P!).

Could possibly be *G. purpureum.*

Geodorum laoticum Guill., Bull. Mus. Paris, 2. ser., 36, 5 : 697, 1964 (1965).

Loc. — Sayaboury, *Brix s.n.*

Must be further studied.

Goodyera procera (Ker) Hk., Ex. Fl., t. 39, 1823.

Hooker f., 1890*a* : 111 ; King & Pantling, 1898 : 282, t. 378 ; A. F. G. Kerr, 1933 : 242 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 549 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 76, fig. 57.
Loc. — Xieng Khouang : Tha Wieng, *A. F. G. Kerr 01022*. — Attopeu : *Harmand*.

Grammatophyllum speciosum Bl. Bijdr., 278, fig. 20, 1825.

Hooker f., 1890*a* : 18 ; Holttum, 1957 : 527 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 498 ; Brix, 1962 : 9 ; A. D. Kerr, 1969 : 202.
Loc. — Borikhane : Phu Kadan, *Brix s.n.* — Vientiane : Phu Pha, *A. D. Kerr 2357* ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 2289*.

Habenaria acuta, see *Brachycorythis acuta*.

Habenaria bassacensis, see *Pecteilis bassacensis*.

Habenaria chlorina Par. & Reichenb. f., Trans. Linn. Soc., 30 ; 140, 1875.

Hooker f., 1890*a* : 147 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 28, fig. 18 ; A. D. Kerr, 1969 : 188.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1616*.

Habenaria columbae Ridl., Gard. Chron., 1900 : 390.

Seidenf. & Smitin., 1959 : 37, fig. 27.
Habenaria macroptera Gagnep. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 614.
Loc. — sine loc. ; *Counillon* (P!) ; *Massie* (P!).

Habenaria dentata (Sur.) Schltr., Fedde Repert. Beih., 4-6 : 125, 1919.

Seidenf. & Smitin., 1959 : 39, figs. 28 & 29.
Habenaria geniculata Don ; Hooker f., 1890 : 38 ; King & Pantling, 1898 : 309, t. 405 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 611.
Loc. — Xieng Khouang : Pak Son, *Poilane 16894* (P!). — Attopeu : *Poilane*. — sine loc. : *Massie* (P!).

Habenaria digitata Lindl., var. **foliosa** (A. Rich.) Hk. f., Fl. Brit. Ind., 6 : 135, 1890.

Gagnep. & Guill., 1934 : 620.
Loc. — sine loc. : *Massie*.

Identification questionable. Santapau & Kapadia (1959 : 194) consider Richard's plant a variety of *H. gibsonii* Hk. f.

Habenaria geniculata, see *H. dentata*.

Habenaria graminifolia Gagnep., Bull. Soc. Bot. Fr., 77 : 68, 1931.

Gagnep. & Guill., 1934 : 605 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 31, fig. 22.
Loc. — Saravane : *Poilane 15743* (P!). — Sithandone : Khong, *Thorel 2912* (P!).

Habenaria holotricha, see *H. polytricha*.

Habenaria hosseusii Schltr., Fedde Repert., 2 : 81, 1906.

Gagnep. & Guill., 1934 : 595 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 22, fig. 14 ; A. D. Kerr, 1969 : 188.

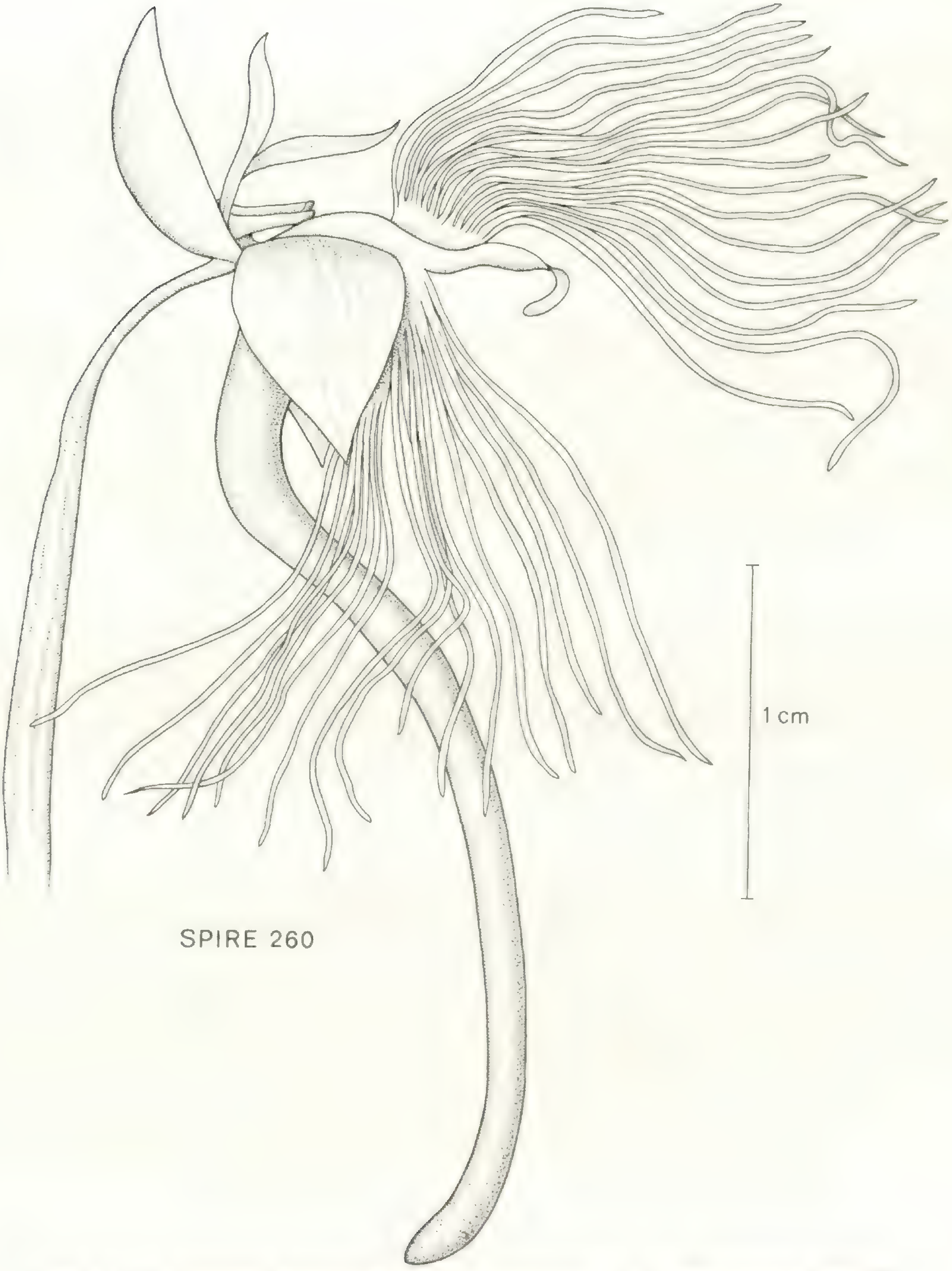


FIG. 3. — *Habenaria medusae* Krzl. (Type-specimen of *H. myriotricha* Gagnep.)

Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1474*.

See note below under *H. mandersii*.

Habenaria laotica, see *Brachycorythis laotica*.

Habenaria macroptera, see *H. columbae*.

Habenaria mandersii Coll. & Hemsley, Journn. Linn. Soc., 28 : 133, 1891.

Hooker f., 1890*a* : 146 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 596.
Loc. — Sithandone : Khone, *Thorel 2290* (P!).

Collett & Hemsley (l.c.) say that their plant has a spur about one inch long, while Hooker f. says 1-2 inches, and Kranzlin (1901 : 359) says 30-55 mm. Thorel's plant has flowers with spur within these limits, but is otherwise more or less identical with *Habenaria hosseusii*, where the spur is usually between 60 and 85 mm long. Perhaps, when more material is collected, we will find that the two entities are conspecific or, at least, that Thorel's plant is identical with *H. hosseusii*. A sketch of the flower of Thorel's plant is given in fig. 5a.

Habenaria medusae Krzl., Engl. Bot. Jahrb., 16 : 203, 1892.

Habenaria myriotricha Gagnep., Bull. Soc. Bot. Fr., 78 : 72, 1931 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 615.
Habenaria medioflexa auct, non Turrill ; A. D. Kerr, 1969 : 188.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1569* (C!). - Khammouane : Nape, *Spire 260* (P!).

I have studied Spire's plant and have no doubt that it is conspecific with *H. medusae*, see the sketch in fig. 3. The species such has a distribution from Laos through Cambodia and Vietnam to Sumatra, Java and Celebes.

Habenaria myriotricha, see *H. medusae*.

Habenaria polytricha Rolfe, *in* Hooker f., Ic. Plant., 4. ser. 5, t. 2496, 1896.

Habenaria holotricha Gagnep., Bull. Soc. Bot. Fr., 78 : 70, 1931 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 620.
Loc. — sine loc. : *Massie* (P!).

After having studied the type specimen of *H. holotricha*, see fig. 4, I feel it should be considered conspecific with *H. polytricha*, even if the Laotian plant may have one or two threads more on the upper half of the petals than the Formosan plant. Perhaps they will both prove to be conspecific with *H. andamanica* Hk. f. Anyway, I consider a plant from northern Thailand (*Garret 478*), which in Kew has been identified as *H. andamanica*, as the same as the Laotian plant. When more east-asiatic collections are made, we may even find that none of the three taxa mentioned can be kept separate from Reichenbach f.'s *Habenaria ternatea*, which taxon, having been established in 1876, would then have priority : I have, however, not yet studied Moseley's plant from the Challenger-Expedition.

Habenaria porphyricola Schltr., Fedde Repert., 2 : 82, 1906.

Seidenf. & Smitin., 1959 : 36 ; A. D. Kerr, 1969 : 188.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1467* (C!).

A sketch of a flower from *Kerr 1467* is given in fig. 5b [1].

1. A. D. Kerr's identification is not corret. I have not yet identified the plant.

Habenaria recurva Rolfe ex Downie, Kew Bull., 1925 : 420.

Gagnep. & Guill., 1934 : 601 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 33, fig. 23, t. II ; A. D. Kerr, 1969 : 188.

Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1204, 1249* (C!). — Sithandone : Khone, *Thorel*.

Habenaria rhodocheila Hance, Ann. Sc. Nat., ser. 5, 5 : 243, 1856.

Gagnep. & Guill., 1934 : 618 ; Holttum, 1957 : 84 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 22, fig. 14, t. XXXII ; A. D. Kerr, 1969 : 188.

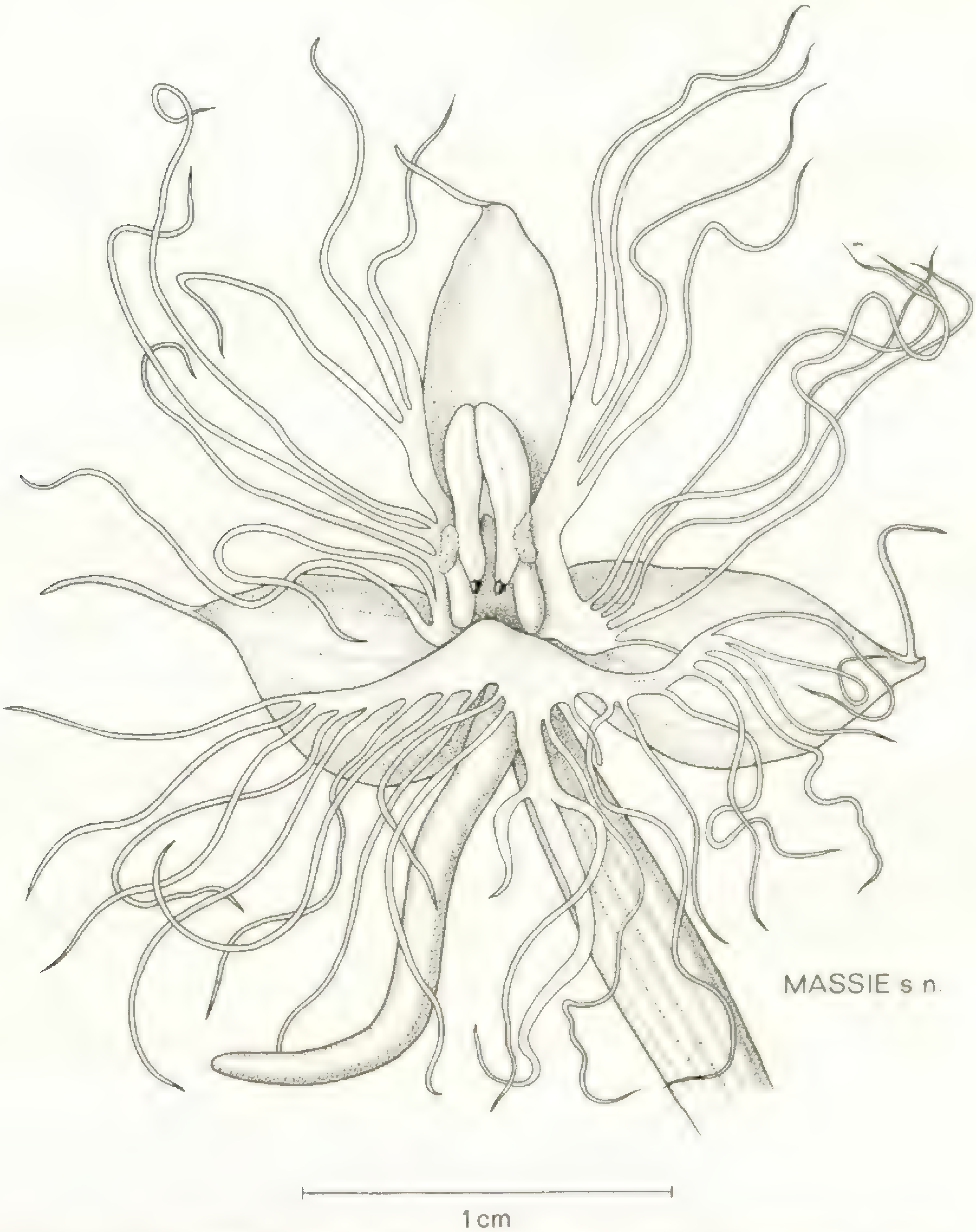


Fig. 4. — *Habenaria polytricha* Rolfe. (Type-specimen of *H. holotricha* Gagnep.)

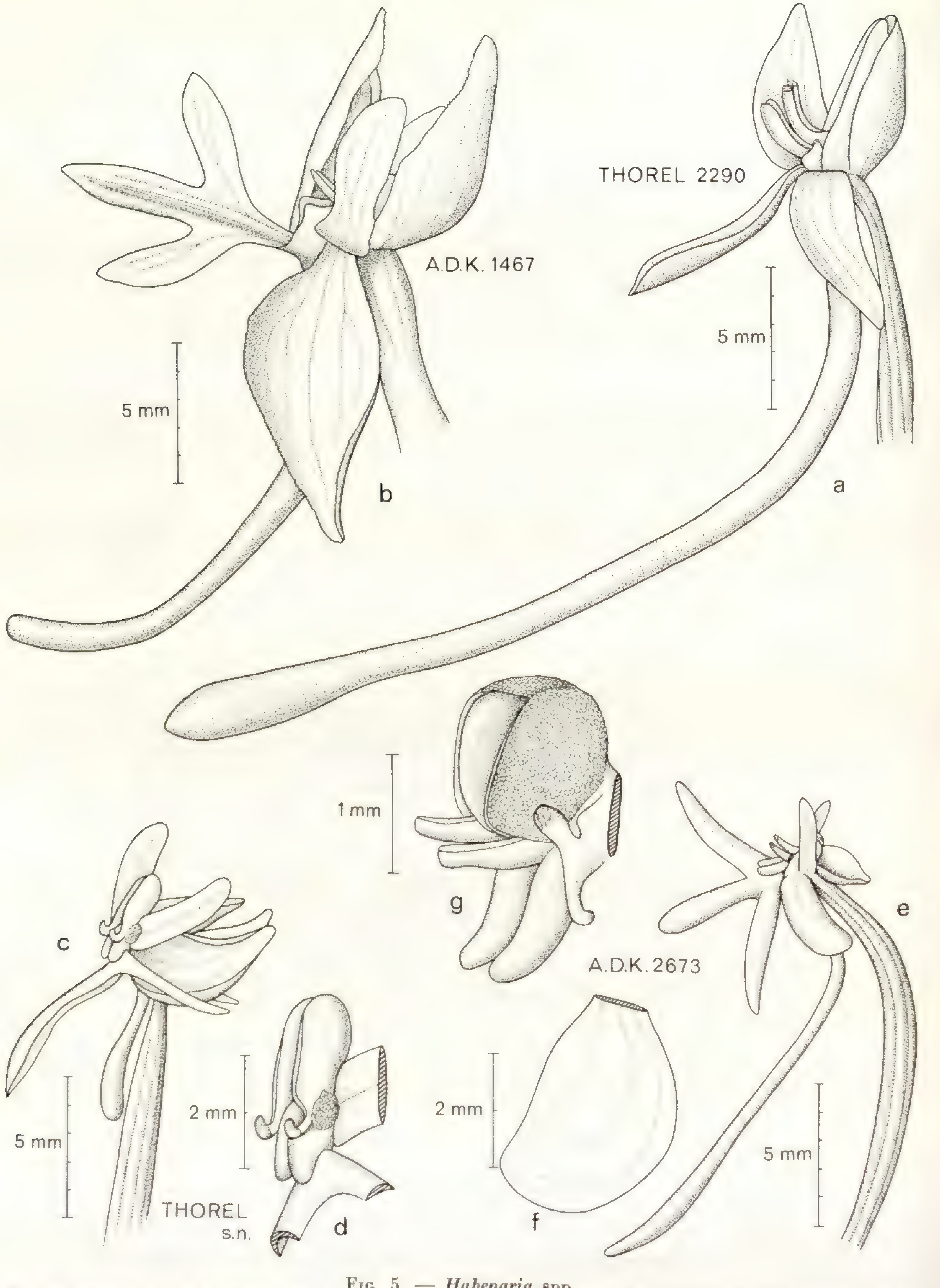


Fig. 5. — *Habenaria* spp.
a., *H. mandersii* Coll. & Hemsl. ; b., *H.* sp. *A.D. Kerr 1467*; c. & d., *H. rumphii* (Brogn.) Lindl. ; e.-g., *H. viridiflora* R. Br. ; e., flower ; f., lateral sepal flattened out ; g., column.

Loc. — Vientiane : Phu Pha, *A. D. Kerr 1346, 2324* ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 2255.* — Khammouane : Phonthane, Cammon, *Spire 156* (P!). — Champassak : Bassac, *Thorel.*

Habenaria roseata Ridl., Journ. Str. Br. Roy. As. Soc., 49 : 42, 1908.

HOLTTUM, 1957 : 85 ; A. D. KERR, 1969 : 188.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 2370.*

A plant collected by VIDAL (*No. 1945* (P!)) may be the same.

Habenaria rumphii (Brogn.) Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1835 : 320.

GAGNEP. & GUILL., 1934 : 604.
Loc. — Sithandone : Khone Isl., *Thorel* (P!) ; Khong, *Thorel.*

A sketch of a flower is given in fig. 5 c-d.

Habenaria susannae, see *Pecteilis susannae.*

Habenaria thorelii, see *Brachycorythis thorelii.*

Habenaria viridiflora R. Br., Prodromus, 1810 : 312.

HOOKER f., 1890*a* : 150 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 613.
Habenaria sp., A. D. Kerr, 1969 : 188.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 2673* (C!). — Saravane : *Poilane.* — Sithandone : Khong, *Thorel.*

A sketch of a flower is given in fig. 5 e-g.

Ione racemosa, see *Sunipia racemosa.*

Kingellia decumbens, see *Kingidium deliciosum.*

Kingidium deliciosum (Reichenb. f.) Sweet, Am. Orch. Soc. Bull., 39 : 1095, 1970.

Doritis wightii Benth. ; HOOKER f., 1890*a* : 32 ; KING & PANTLING, 1898 : 198, t. 265.
Kingiella (" Kingellia ") *decumbens* (Griff.) Rolfe ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 455.
Phalaenopsis decumbens (Griff.) Holtt. ; HOLTTUM, 1957 : 669 ; SEIDENF. & SMITIN., 1963 : 544, fig. 404, t. XXIII ; A. D. KERR, 1969 : 205.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0494.*

Liparis bootanensis, listed by GAGNEP. & GUILL. (1934 : 183) from Samneua (*Poilane 1887* (P!)) is wrongly identified ; I do not yet know what it is.

Liparis brunneolobata Kerr, Journ. Siam Soc. Nat. Hist., Suppl. 9, 2 : 227, fig. 1, 1933.

Loc. — Vientiane : Pak Munung, *A. F. G. Kerr 0983* (P!).

Liparis deflexa Hk. f., Fl. Brit. Ind., 5 : 697, 1890 ; Ic. Plant., t. 2008.

KING & PANTLING, 1898 : 25, t. 31 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 183.
Loc. — Louang Prabang : *Thorel* (P).

I doubt the identification of THOREL's plant.

Liparis distans Clarke, Journ. Linn. Soc., 25 : 71, t. 29, 1889.

HOOKER f., 1890 : 704 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 184.
Loc. — Khammouane : Nape, *Delacour.*

Liparis gibbosa Finet, Bull. Soc. Bot. Fr., 55 : 342, 1908.

HOLTTUM, 1957 : 209 ; SEIDENF. & SMITIN., 1959 : 183 ; TIXIER, 1963 : 26 ; A. D. KERR, 1971 : 157.
Loc. — Xieng Khouang : *Tixier s.n.* — Vientiane : Vang Vieng, *A. D. Kerr 2162* (C).

Liparis krempfii, see *Malaxis latifolia.*

Liparis longipes, see *L. viridiflora.*

Liparis longiscapa (Rolfe) Gagnep., Fl. de l'Indochine, 1934 : 182.

SEIDENF. & SMITIN., 1959 : 170, fig. 137 ; A. D. KERR, 1969 : 191.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 2582.*

Liparis sutepensis Rolfe ex Downie, Kew Bull., 1925 : 371.

GAGNEP. & GUILL., 1934 : 193 ; SEIDENF. & SMITIN., 1959 : 141, t. V ; A. D. KERR, 1969 : 191.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1191.*

Liparis turfosa, see *Malaxis latifolia.*

Liparis viridiflora (Bl.) Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 31.

HOLTTUM, 1957 : 205 ; SEIDENF. & SMITIN., 1959 : 178, fig. 145.
Liparis longipes Lindl. ; HOOKER f., 1890 : 703 ; KING & PANTLING, 1898 : 29, t. 37 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 177.
Loc. — Champassak : Bassac, *Thorel.* — Saravane : Phu Set, *Poilane 16119* (P!).

GAGNEP. & GUILL. (l.c.) list THOREL's plant as an unnamed variety, I have not yet studied it.

Luisia acutilabris, see *Sarcanthus siamensis.*

Luisia brachystachys (Lindl.) Bl., Rumphia, 4 : 50, 1848.

SEIDENF., 1971*a* : 75, fig. 41.
Luisia indivisa King & Pantl. ; KING & PANTLING, 1898 : 35, t. 53.
Luisia siamensis Rolfe ; A. F. G. KERR, 1933 : 238 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 443 ; SEIDENF. & SMITIN., 1963 : 567, figs. 424 & 425, t. XXV.
Loc. — Borikhane : *A. F. G. Kerr 0953* (K!P!).

Luisia filiformis Hk. f., Fl. Brit. Ind., 6 : 23, 1890.

SEIDENFADEN, 1971*a* : 42, fig. 20.
Luisia grovesii Hk. f. ; HOOKER f., 1890*a* : 25 ; *Idem*, 1895 : 35, t. 53 ; A. D. KERR, 1969 : 205.
Luisia volucris auct., non Lindl. ; KING & PANTL., 1898 : 204, t. 273 ; GUILL., 1964 : 398.
Loc. — Vientiane : Phu Pha, *A. D. Kerr 2027, 2427* (C!).

Luisia grovesii, see *L. filiformis.*

Luisia laosensis Guill., Bull. Mus. Paris, 2. ser., 35, 6 : 651, 1963.

SEIDENF., 1971*a* : 34, fig. 15.
Loc. — Vientiane : Paksane road at km 20, *Tixier 59/63* (P!).

Perhaps identical with *L. psyche.*

Luisia macrotis Reichenb. f., Gard. Chron., 1869 : 1110.

HOOKER f., 1890*a* : 24 ; SEIDENF., 1971 : 18, figs. 3 & 4.

Luisia sp. ; SEIDENF. & SMITIN., 1965, t. XL, fig. 5047 ; A. D. KERR, 1969 : 207.
Loc. — Vientiane : Phu Pha, *A. D. Kerr 1438* (C!).

Luisia morsei Rolfe, *in* Forbes & Hemsley, Journ. Linn. Soc., 36 : 33, 1905.

SEIDENF., 1971*a* : 44, fig. 21.
Luisia teretifolia auct., non Gaud. ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 441 (p.p.).
Luisia tonkinensis Schltr. ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 444.
Loc. — Xieng Khouang : *Tixier 178/56* (P!) ; Tranninh, *Spire*. — Khammouane : Ban Bo, *Spire*.

Luisia platyglossa Reichenb. f., *in* Walp. Ann., 6 : 622, 1861.

SEIDENF., 1971*a* : 52, fig. 26.
Luisia sp. ; SEIDENF. & SMITIN., 1963 : 570, fig. 427 ; A. D. KERR, 1969 : 205.
Loc. — Vientiane : Pha Pak, *Brix & A. D. Kerr 2008* (C!) ; Route 10 at km 40, *A. D. Kerr 2012* (C!) ; Route 10 at km 20, *A. D. Kerr 1320* (C!) ; Route 13 at km 15, *A. D. Kerr 2208*.

Luisia psyche Reichenb. f., Bot. Zeit., 1863 : 98.

HOOKER f., 1890*a* : 90 ; SEIDENF. & SMITIN., 1965 : t. XL, fig. 5723 ; SEIDENF., 1971*a* : 17, figs. 1 & 2 ; A. D. KERR, 1969 : 206.
Loc. — Vientiane : Paksane road at km 15-25, *A. D. Kerr 394* (C!), *1107* (K!).

Luisia siamensis, see *L. brachystachys*.

Malaxis biaurita (Lindl.) Kze., Rev. Gen., 2 : 1801, 1891.

SEIDENF., 1970 : 125, fig. 16.
Microstylis thorelii Finet ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 168.
Loc. — Sayaboury : Paklay, *Thorel* (P!).

Malaxis biloba (Lindl.) Ames, Orchidaceae, 2 : 122, 1908.

SEIDENF. & SMITIN., 1959 : 149 ; SEIDENF., 1970 : 320, fig. 5.
Microstylis wallichii var. *biloba* Hk. f. 1890 : 686.
Microstylis biloba Lindl. ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 170.
Microstylis siamensis Rolfe ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 168.
Malaxis siamensis (Rolfe) Seidenf. & Smitin., 1959 : 150, fig. 117.
Malaxis sp. ; A. D. KERR, 1969 : 190.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 2610* (C!). — Sithandone : Khong, *Thorel* (P).

Malaxis latifolia Sm., *in* Rees Cycl., 22, 3, 1819.

HOLTTUM, 1957 : 195 ; SEIDENF. & SMITHIN., 1959 : 146, fig. 112 ; A. D. KERR, 1969 : 190.
Microstylis congesta Reichenb. f. ; HOOKER f., 1890 : 689 ; KING & PANTLING, 1898 : 19, t. 23 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 171.
Liparis krempfii Gagnep ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 187.
Liparis turfosa Gagnep. ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 188.
Anaphora liparioides Gagnep. ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 304, fig. 25.
Loc. — Louang Prabang : Phu Phung, *Vidal 2560, 2784* (P!). — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1168* (C!).

Malaxis prasina (Ridl.) Seidenf. & Smitin., Orch. Thail., 1959 : 149.

SEIDENF., 1970 : 318, fig. 3.
Malaxis reniloba (Carr) Holtt. ; A. D. KERR, 1969 : 190.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1312* (C).

Malaxis polyodon (Hk. f.) Seidenf. & Smitin., Orch. Thail., 1959 : 152, fig. 121.

Microstylis polyodon Hk.f. ; Hooker f., 1890 : 688 ; A. F. G. Kerr, 1933 : 226.
Loc. — Vientiane : Nam Yuak, *A. F. G. Kerr 0986* (P!).

Malaxis reniloba, see *M. prasina*.

Microstylis, see *Malaxis*.

Neogyne gardneriana (Lindl.) Reichenb. f., Bot. Zeit., 1852 : 931.

Hooker f., 1890 : 828 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 321.
Loc. — Xieng Khouang : Phu Khe, *Spire 236* (P!).

Nervilia aragoana Gaud., *in* Freycinet : Voyage, Bot. 422, t. 32, 1829.

A. F. G. Kerr, 1933 : 242 ; Holttum, 1957 : 106 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 70, fig. 51 ; A. D. Kerr, 1969 : 189.
Pogonia flabelliformis Lindl. ; Hooker f., 1890*a* : 121 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 630, figs. 60 & 61.
Loc. — Xieng Khouang : Muong Cha, *A. F. G. Kerr 0963*. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1280*. — Attopeu : between Longsung and Longloi, Saravane, *Poilane*.

Nervilia calcicola Kerr, Journ. Siam. Soc. Nat. Hist., Suppl. 9, 2 : 242, fig. 7, 1933.

Seidenf. & Smitin., 1959, figs. 47 & 49 ; *Idem*, 1965 : 780 ; A. D. Kerr, 1969 : 189.
Loc. — Xieng Khouang : Tatom, *A. F. G. Kerr*. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1197*.

Nervilia discolor (Bl.) Schltr., Engl. Bot. Jahrb., 45 : 403, 1911.

Holttum, 1957 : 106 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 69, fig. 50 ; A. D. Kerr, 1969 : 189.
Pogonia velutina P. & R. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 629.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 2041*, *2083* (C!).

Nervilia maculata (Par. & Reichenb. f.) Schltr., Engl. Bot. Jahrb., 45 : 403, 1911.

Seidenf. & Smitin., 1959 : 69 ; A. D. Kerr, 1969 : 189.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 2040* (" no flowers seen ").

Oberonia calcicola, see *O. falconeri*.

Oberonia delacourii Gagnep., Bull. Soc. Bot. Fr., 76 : 326, 1929.

Gagnep. & Guill., 1934 : 159 ; Seidenf., 1968 : 53, fig. 31.
Loc. — Xieng Khouang, *Delacour s.n.* (Ames!P!).

Oberonia ensiformis (Sm.) Lindl., Fol. Orch. Oberon., 4, 1859.

Hooker f., 1890 : 679 ; King & Pantling, 1898 : 8, t. 9 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 158 ; Guill., 1959 : 270 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 159 ; *Idem*, 1965 : 764, fig. 569 ; Seidenf., 1968 : 55, fig. 32 ; A. D. Kerr, 1969 : 190.
Loc. — Xieng Khouang : *Tixier XVIII* (P!). — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0389*, *1679* (C!). — Champassak : Bassac, *Thorel 2396* (P!). — sine loc. : *Massie* (P!) ; *Sigaldi 304/12* (P!).

Oberonia falconeri Hk. f., Fl. Brit. Ind., 5 : 678 ; Ic. Pl., t. 1780, 1890.

Seidenf., 1968 : 35, fig. 17.
Oberonia siamensis Schltr. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 160.
Oberonia calcicola Holtt. ; A. D. Kerr, 1969 : 190.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0030*. — Champassak : Bassac, *Thorel* ; *Poilane 2386* (P!).

Oberonia ferruginea Par. ex Hk. f., Fl. Brit. Ind., 5 : 679, 1890.

GAGNEP., 1951 : 115 ; SEIDENF., 1968 : 55, fig. 33.
Loc. — sine loc. : *Simond t. 146*, fide GAGNEP. (l.c.).

Oberonia gammiei King & Pantling, Journ. As. Soc. Beng., 66, 2 : 578, 1897.

SEIDENF., 1968 : 45, figs. 25-26.
Oberonia sp. ; A. D. KERR, 1971 : 155.
Loc. — Xieng Khouang : Muong Kassy, *Seidenfaden 915* (C!). — Vientiane : Vang Vieng, *A. D. Kerr 2073* (C!).

Oberonia integerrima Guill., Bull. Mus. Paris, 2. ser., 26, 6 : 262, 1954.

TIXIER, 1963 : 26 ; SEIDENF., 1968 : 21, fig. 7.
Loc. — Vientiane : *Tixier s.n.*

Oberonia iridifolia (Roxb.) Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 15.

HOOKER f., 1890 : 675 ; KING & PANTLING, 1898 : 8, t. 8 ; HOLTTUM, 1957 : 218 ; SEIDENF. & SMITIN., 1959 : 160, fig. 130 ; SEIDENF., 1968 : 42, fig. 23 ; A. D. KERR 1969 : 190 ; *Idem*, 1971 : 155.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1123* (C!) ; Paksane Road at km 23, *A. D. Kerr 466* (C!). — Sedone : Bolovens, *A. D. Kerr 1887* (C!).

Oberonia siamensis, see *O. falconeri*.

Otochilus porrecta Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 36.

HOOKER f., 1890 : 844 ; KING & PANTLING, 1898 : 142, t. 198 ; A. F. G. KERR, 1933 : 237.
Loc. — Xieng Khouang : Phu Bia, *A. F. G. Kerr 0973, 0975* (P!).

Pachystoma senile (Lindl.) Reichenb. f., Bonplandia, 3 : 250, 1858.

HOOKER f., 1890 : 815 ; KING & PANTLING, 1898 : 101, t. 140 ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 375 ; HOLTTUM, 1957 : 147 ; SEIDENF. & SMITIN., 1961 : 346, fig. 263.
Loc. — Savannakhet : Route to Quangtri, *Poilane 11577, 11631* (P!). — Champassak : Bassac, *Thorel 2742* (P!) ; Pak Moun, *Thorel*.

Panisea bia (Kerr) Tang & Wang, Act. Phytotax. Peking, 1, 1 : 79, 1951.

Sigmatogyne bia Kerr, Journ. Siam Soc. Nat. Hist., Suppl. 9, 2 : 236, fig. 5, 1933.
Loc. — Xieng Khouang : Phu Bia, *A. F. G. Kerr 0971* (K).

Panisea uniflora Lindl., Fol. Orch. Pan., 2, 1854.

HOOKER f., 1890 : 842 ; KING & PANTLING, 1898 : 138, t. 192 ; A. F. G. KERR, 1933 : 237 ; SEIDENF. & SMITIN., 1959 : 134, fig. 102, t. IV ; SEIDENF., 1966 : 63 ; A. D. KERR, 1969 : 189.
Loc. — Vientiane : Nam Yuak, *A. F. G. Kerr 0985* ; Phu Khao Khouai, *Seidenfaden 2957* ; *A. D. Kerr 2526* (C).

Paphiopedilum callosum (Reichenb. f.) Pfitz., Engl. Bot. Jahrb., 19 : 40, 1894.

HOLTTUM, 1957 : 78 ; SEIDENF. & SMITIN., 1959 : 14 ; A. D. KERR, 1969 : 187 ; SEIDENF., 1972 : 92, fig. 13.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 0895, 2245* (C!). — Champassak : Chong Ruek, *Seidenfaden 7634* (C!).

My plant from Chong Ruek is a beautiful large-flowered form.

Paphiopedilum concolor (Batem.) Pfitz, *in* Engl. & Prantl., Pfl. fam. 2, 6 : 84, 1888.

Hooker f., 1890*a* : 170 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 643 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 8, fig. 3, t. I ; A. D. Kerr, 1969 : 187 ; Seidenf., 1972 : 81, fig. 3.
Loc. — Khammouane : Thakek, *A. D. Kerr 0815.*

Gagnep. (1951 : 131) has identified a drawing by Simond (t. 59) after a plant possibly originating from " Haut Laos " as *P. godefroyae.* I doubt the occurence of that entity outside of Peninsular Thailand (cf. Seidenf., 1972 : 83) and guess Simond's plate may represent *P. concolor*, but I were not able to find it in Paris.

Paphiopedilum insigne (Wall.) Pfitz., *in* Engl. & Prantl., Pfl. fam. 2, 6 : 84, 1888.

Gagnep. & Guill., 1934 : 638.
Loc. — Attopeu : Chute de Senoi, *Harmand 1376* (P).

I have seen Harmand's collection ; the material is in a bad condition, I doubt the identification.

Paphiopedilum villosum (Lindl.) Pfitz., Engl. Bot. Jahrb., 19 : 41, 1894.

Gagnep. & Guill., 1934 : 637 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 11, fig. 6, t. II ; A. D. Kerr, 1971 : 153 ; Seidenf., 1972 : 88, fig. 10.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 2833.*

The plant has not yet flowered, so the identification is uncertain.

Pecteilis bassacensis (Gagnep.) Tang & Wang, Act. Phytotax. Peking, 1, 1 : 62, 1951.

Habenaria bassacensis Gagnep. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 617 ; Tixier, 1963 : 32.
Loc. — Vientiane : *Tixier s.n.* (P). — Saravane : Samia, *Poilane 15504* (P). — Champassak : Bassac, *Thorel.* — Sithandone : Khong, *Thorel* (P).

Pecteilis susannae (L.) Rafin., Fl. Tellur., 2 : 37, 1836.

Seidenf. & Smitin., 1959 : 52 ; A. D. Kerr, 1969 : 188.
Habenaria susannae (L.) Br. ; Hooker f., 1890*a* : 137 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 616.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 2300* ; Tha Ngon, *Vidal 2347* (P!). — Champassak : Bassac, *Thorel.* — sine loc. : *Harmand.*

Pelatantheria ctenoglossa Ridl., Journ. Linn. Soc., 32 : 372, 1896.

Gagnep. & Guill., 1934 : 486 ; Holttum, 1957 : 649 ; Seidenf. & Smitin., 1963 : 608, fig. 456 ; A. D. Kerr, 1969 : 208.
Cleisostoma thomatoglossa Guill. ; Tixier, 1963 : 31.
Loc. — Vientiane : *Tixier s.n.* ; *A. D. Kerr 0226* (C!).

I have studied Guillaumin's *Cleisostoma thomatoglossa* from Phan Rang in Vietnam, it is conspecific with Ridley's plant.

Pelatantheria rivesii (Guill.) Tang & Wang, Act. Phytotax. Peking. 1, 1 : 101, 1951.

Seidenf., 1969 : 153.
Sarcanthus tonkinensis Guill. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 475.
Loc. — Champassak : Bassac, *Thorel 2362* (P!).

Peristylus goodyeroides Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1835 : 299.

Seidenf. & Smitin., 1959 : 51, fig. 37 ; A. D. Kerr, 1969 : 188.
Habenaria goodyeroides Don ; Hooker f., 1890*a* : 161 ; King & Pantling, 1898 : 326, t. 430 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 597 ; Holttum, 1957 : 87.

Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 2551* ; between Vientiane and Paksane, *Vidal 964* (P!) ; Ban Sa Meuk, *Vidal 1788* (P). — Savannakhet : Phon Chieng, Pakse, *Vidal 1902* (P!).

Phaius crinita (Gagnep.) Seidenf., comb. nov., Basionym : *Calanthe crinita* Gagnep., Bull. Mus. Paris, 2. ser., 3, 3 : 322, 1931.

Gagnep. & Guill., 1934 : 396.
Loc. — Louang Prabang : Phu Phung, *Vidal 2581* (P!).

I have studied Gagnepain's type from Tonkin, it is clearly a *Phaius*, and may prove to be conspecific with one of the earlier described species.

Phaius longipes (Hk. f.) Holtt., Gard. Bull. Sing., 11 : 286, 1947.

Holttum, 1957 : 175 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 329, fig. 251.
Calanthe longipes Hk. f. ; Hooker f., 1890*a* : 195 ; King & Pantling, 1898 : 165, t. 222.
Calanthe gracilis Lindl. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 397.
Loc. — Khammouane : Nape, *Delacour.*

Phaius tancarvilliae (Aiton) Bl., Mus., 2 : 177, 1852.

Holttum, 1957 : 172 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 328, t. XIV.
Phaius wallichii Lindl. ; Hooker f., 1890 : 816 (p.p.) ; Gagnep. & Guill., 1934 : 384.
Loc. — Xieng Khouang : Ban Son, *Vidal 1590* (P!). — Savannakhet : Chutes de Seno, *Harmand 1440* (P). — Attopeu : *Harmand* (P).

Phalaenopsis cornucervi (Breda) Bl. & Reichenb. f., Hamb. Gartenz., 16 : 116, 1860.

Gagnep. & Guill., 1934 : 454 ; Holttum, 1957 : 667 ; Seidenf. & Smitin., 1963 : 542, fig. 403 ; A. D. Kerr, 1969 : 205.
Loc. — Vientiane : Phu Pha, *A. D. Kerr 0522* ; Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1026.*

Phalaenopsis decumbens, see *Kingidium deliciosum.*

Phalaenopsis esmeralda, see *Doritis pulcherrima.*

Pholidota articulata Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1830 : 38.

King & Pantling, 1898 : 146, t. 205 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 328 ; Holttum, 1957 : 236 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 139, fig. 108 ; Seidenf., 1966 : 63.
Loc. — Xieng Khouang : Phu Ka Bo, *Vidal 1627* (P!) ; *Spire 521, 524* (P!). — Louang Prabang : Muong Kassy, *Seidenfaden 790.* — Vientiane : Phu Khao Khouai, *Seidenfaden 2968.*

Pholidota imbricata, see *P. pallida.*

Pholidota pallida Lindl., Edw. Bot. Reg., sub t. 1777, 1836.

Holttum, 1957 : 237 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 137, fig. 106 ; Seidenf., 1966 : 63 ; A. D. Kerr, 1969 : 190.
Pholidota imbricata Lindl. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 324 ; Guill., 1961*a* : 332 ; Tixier, 1963 : 27.
Loc. — Louang Prabang : Muong Kassy, *Seidenfaden 775, 776, 913* ; Col Den Din, *Seidenfaden 966, 987, 999.* — Houa Phan : Samneua, *Poilane 1954* (P!). — Xieng Khouang : *Poilane 2250* (P!). — Vientiane : *Tixier 5/55* (P!) ; Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0107, 0397* (C!) ; Phu Khao Khouai, *Vidal 4088* (P!). — Khammouane : Mahaxay, *Tixier s.n.* — Savannakhet : Phu Chieng, Pakse, *Vidal 1900* (P!).

Pholidota tixieri Guill., Bull. Mus. Paris, 2. ser., 78, 6 : 548, 1956.

Guill., 1959*a* : 525 ; Tixier, 1963 : 28.
Loc. — Xieng Khouang, *Tixier XIX* (P) ; *Tixier XV/56* (P).

Pleione hookeriana (Lindl.) B. S. Williams, Orch. Grow. Man., ed. 6 : 548, 1885.

Coelogyne hookerana Lindl. ; Hooker f., 1890 : 842 ; King & Pantling, 1898 : 139, t. 193.
Pleione laotica Kerr, 1933 : 235, fig. 4 ; cf Hunt & Vosa, 1971 : 428.
Loc. — Xieng Khouang : Phu Bia, *A. F. G. Kerr 0977* (P!) ; Phu Sai Lai Long, *Smiles* (K).

Pogonia flabelliformis, see *Nervilia aragoana*.

Polystachya flavescens (Bl.) J. J. Smith, Fl. Buitenz., 6 : 284, fig. 218, 1905.

Gagnep. & Guill., 1934 : 435 ; Holttum, 1957 : 546 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 326, fig. 248 ; Seidenf., 1966 : 64 ; A. D. Kerr, 1969 : 197.
Loc. — Louang Prabang : Col Den Din, *Seidenfaden 951*. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 0996*. — Sedone : Bolovens, *A. D. Kerr 1676*.

Pomatocalpa laoticum Seidenf., Nat. Hist. Bull. Siam Soc., 23, 4-5 : 568, fig. 1, 1970.

Loc. — Louang Prabang : South of Louang Prabang, *Seidenfaden 425* (C!).

Pomatocalpa setulense (Ridl.) Holtt., Gard. Bull. Sing., 11 : 287, 1947.

Holttum, 1957 : 628 ; Seidenf. & Smitin., 1965 : 652, t. XXX ; A. D. Kerr, 1969 : 208.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0373*.

I have some doubts about the validity of this taxon. A. F. G. Kerr (1933 : 241) lists as *Cleisostoma wendlandonum* a plant (Nº 0959) from Tatom, Xieng Khouang, which may be the same.

Pomatocalpa siamensis (Rolfe) Summerhayes, Orch. Review, 69 : 372, 1961.

Seidenf. & Smitin., 1965 : 653, fig. 489 ; Seidenf., 1966 : 67 ; A. D. Kerr, 1969 : 208.
Cleisostoma siamensis Rolfe ; A. F. G. Kerr, 1933 : 241 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 489.
Loc. — Louang Prabang : Muong Kassy, *Seidenfaden 768*. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 866, 1029* (C!) ; Muong Bo, *A. F. G. Kerr 0988* (P!) ; between Tha Ngon and Vientiane, *Vidal 1419* (P!).

Here belongs presumably *Cleisostoma laoticum* Guill., the type specimen of which (*Spire 1032* (P!)) did not come from Laos, as believed by Guillaumin, but from Canh Trap in North Vietnam.

Porpax meirax (Par. & Reichenb. f.) King & Pantling, Ann. Bot. Gard. Calc., 8 : 114, t. 158, 1898.

Gagnep. & Guill., 1934 : 330, fig. 29 ; Holttum, 1957 : 396 ; Seidenf. & Smitin., 1960 : 314, fig. 236 ; *Idem*, 1965 : 785, fig. 593 ; A. D. Kerr, 1971 : 159.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 2238* (C). — Champassak : Bassac, *Thorel* (P).

Porpax reticulata Lindl., Edw. Bot. Reg., 31, Misc. 62, 1845.

A. D. Kerr, 1969 : 195.
Eria reticulata (Lindl.) Benth. ; Hooker f., 1890 : 786.
Loc. — Vientiane : Phu Pha, *A. D. Kerr 1374, 1380* ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1814*.

Pteroceras clausum (J. J. Sm.) Seidenf. & Smitin., Orch. Thail., 1963 : 532, fig. 391.

A. D. Kerr, 1969 : 204.

Loc. — Vientiane : Phu Pha, *A. D. Kerr 1342* ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1840* (C!).

Sarcochilus pierrei Guill. from Vietnam is conspecific with this. It is questionable if this plant really belongs in *Pteroceras*.

Pteroceras laotica Seidenf., Nat. Hist. Bull. Siam Soc., 21, 1-2 : 65, fig. 1, 1966.

A. D. Kerr, 1969 : 204.
Loc. — Louang Prabang : Col Den Din, *Seidenfaden 994, 998, 1006*. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0351*.

Pteroceras suaveolens (Roxb.) Holtt., Kew Bull., 14, 2 : 1960.

Seidenf. & Smitin., 1963 : 533, fig. 393 ; A. D. Kerr, 1969 : 204.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1641*.

Renanthera coccinea Lour., Fl. Cochinch., 2 : 521, 1790.

Hooker f., 1890*a* : 48 ; A. F. G. Kerr, 1933 : 239 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 530 ; Holttum, 1957 : 637 ; Brix, 1962 : 9 ; Seidenf. & Smitin., 1963 : 592, fig. 444 ; Seidenf., 1966 : 66 ; A. D. Kerr, 1969 : 207.
Loc. — Louang Prabang : Muong Kassy, *Seidenf. s.n.* — Xieng Khouang : Tatom, *A. F. G. Kerr 0954*. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0070, 2492* (C!). — Borikhane : Phu Kadan, *Brix s.n.* — Khammouane : Ban Bo, Cammon, *Spire 477* (P!).

Rhynchostylis coelestis Reichenb. f., Gard. Chron. N. S., 23 : 692, 1885.

Gagnep. & Guill., 1934 : 459 ; Holttum, 1957 : 704 ; Seidenf. & Smitin., 1963 : 556, fig. 414 ; A. D. Kerr, 1969 : 205.
Loc. — sine loc., *A. D. Kerr 2522* (C!).

Rhynchostylis gigantea (Lindl.) Ridl., Journ. Linn. Soc., 32 : 356, 1896.

Holttum, 1957 : 704 ; Seidenf. & Smitin., 1963 : 556, t. XXIV ; Tixier, 1963 : 29 ; A. D. Kerr, 1969 : 205.
Saccolabium albolineatum Teijsm. & Binnend. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 461 ; Guill., 1955 : 142 ; *idem*, 1955*a* : 397.
Loc. — Vientiane : *A. D. Kerr, 0001* ; *Vidal 1402b* (P!). — Savannakhet : Se Moun, *Harmand* (P!) ; between Savannakhet and Quangtri, *Poilane 11587* (P!). — Sedone : Bolovens, *Tixier 18/55*.

Rhynchostylis retusa Bl., Bijdr., 1825 : 286, t. 49.

Hooker f., 1890*a* : 32 ; King & Pantling, 1898 : 213, t. 284 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 459 ; Guill., 1956*b* : 547 ; Holttum, 1957 : 703 ; Seidenf. & Smitin., 1963 : 555, fig. 413, t. XXIV ; Tixier, 1963 : 29 ; A. D. Kerr, 1969 : 205.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0122* (C!). — Borikhane : Vientiane-Paksane road at km 90, *Tixier 137/55*. — Champassak : Ban Hieng, *Harmand* (P!).

Robiquetia spathulata (Bl.) J. J. Smith, Nat. Tijds. Ned. Ind., 72 : 115, 1912.

Holttum, 1957 : 714 ; Seidenf. & Smitin., 1963 : 644, fig. 485, t. XXIX ; A. D. Kerr, 1969 : 208.
Cleisostoma spicatum Lindl. ; Hooker f., 1890*a* : 72 ; King. & Pantl., 1898 : 232, t. 311.
Cleisostoma robustum Guill. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 488.
Saccolabium acutilabrum Gagnep. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 498.
Loc. — Vientiane : Phu Pha, *A. D. Kerr 0528* ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1743* (C!).

Robiquetia succisa (Lindl.) Seidenf. & Garay, Bot. Tidsskr., 67 : 119, 1972.

Saccolabium buccosum Reichenb. f. ; Hooker f., 1890*a* : 58 ; King. & Pantling, 1898 : 224, t. 298.

Uncifera buccosa (Reichenb. f.) Finet ; Gagnep. & Guill., 1934 : 513.
Robiquetia paniculata (Lindl.) J. J. Smith ; Seidenf. & Smitin., 1963 : 643, fig. 484, t. XXIX ; A. D. Kerr, 1969 : 208.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1491*. — sine loc. : *Counillon*.

Saccolabium albolineatum, see *Rhynchostylis gigantea*.

Saccolabium humile, see *Smitinandia helferi*.

Saccolabium longifolium, see *Acampe rigida*.

Saccolabium micranthum, see *Smitinandia micrantha*.

Saccolabium papillosum, see *Acampe papillosa*.

Sarcanthus arietinus Reichenb. f., Gard. Chron., 1869 : 416.

Hooker f., 1890*a* : 70 ; Seidenf., 1972 : 121.
Sarcanthus recurvus Rolfe ; Gagnep. & Guill., 1934 : 482 ; Guill., 1959 : 272 ; Seidenf. & Smitin., 1965 : 692, f. 514, t. XXX.
Loc. — Xieng Khouang : *Tixier VII/56*.

Sarcanthus crochetii Guill., Bull. Mus. Paris, 2. ser., 28, 2 : 238, 1956.

Sarcanthus sp. ; Seidenf. & Smitin., 1965 : 678, fig. 504 ; A. D. Kerr, 1969 : 209.
Sarcanthus tricornis Seidenf., 1970 : 364, fig. 29.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0715, 1490, 2372* (C!).

Sarcanthus flagelliformis Rolfe ex Downie, Kew Bull., 1925 : 393.

Gagnep. & Guill., 1934 : 485 ; Guill., 1961 : 564 ; Tixier, 1969 : 30 ; Seidenf. & Smitin., 1965 : 697, figs. 519 & 520 ; A. D. Kerr, 1969 : 210.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *Tixier 199/55* ; *A. D. Kerr 0132*.

Sarcanthus lanatus, see *Cleisomeria lanatus*.

Sarcanthus laosensis, see *Cleisostoma rostratum*.

Sarcanthus mirabilis Reichenb. f., Gard. Chron., 1878 : 300.

Hooker f., 1890*a* : 70 ; Seidenf. & Smitin., 1965 : 680, fig. 506 ; A. D. Kerr, 1969 : 210 ; Seidenf., 1971 : 351.
Sarcanthus smithianus Kerr ; A. F. G. Kerr, 1933 : 239, fig. 6.
Sarcanthus vientianensis Guill., 1958*a* : 461 ; Tixier, 1963 : 30.
Sarcanthus tixieri Guill., 1963 : 650.
Loc. — Xieng Khouang : Tatom, *A. F. G. Kerr 0956* (K!P!). — Vientiane : *Tixier 192* (P!) ; Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0175* ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1806*.

Sarcanthus papillosum, see *Acampe papillosa*.

Sarcanthus pallidus, see *S. racemifer*.

Sarcanthus racemifer Reichenb. f., *in* Walp. Ann., 6 : 891, 1861.

Seidenf. & Smitin., 1965 : 671, fig. 497.
Sarcanthus pallidus Lindl. ; Hooker f., 1890*a* : 68 ; King & Pantling, 1898 : 241, t. 320 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 472 ; Guill., 1959*a* : 523 ; Tixier, 1963 : 30.
Loc. — Vientiane : *Tixier 2/55* ; Ban Keun, *Tixier s.n.*

Plants listed under these names in different papers may by closer study turn out to belong to different species.

Sarcanthus recurvus, see *S. arietinus*.

Sarcanthus rostellatus Ridl., Journ. Bot., 28 : 73, 1900.

HOLTTUM, 1957 : 660 ; SEIDENF. & SMITIN., 1965 : 667, fig. 495 ; A. D. KERR, 1969 : 208.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 0993* (C).

Sarcanthus siamensis Rolfe ex Downie, Kew Bull., 1925 : 405.

GAGNEP. & GUILL., 1934 : 484 ; SEIDENF. & SMITIN., 1965 : 687, fig. 511 ; SEIDENF., 1966 : 67.
Luisia acutilabris Guill. ; GUILL., 1960 : 188 ; A. D. KERR, 1969 : 210.
Loc. — Louang Prabang : *Seidenfaden 421, 424.* — Vientiane : *Tixier 6/55* (P!) ; *A. D. Kerr 0127.*

Sarcanthus smithianus, see *S. mirabilis.*

Sarcanthus subulatus (Bl.) Reichenb. f., Bonplandia, 5 : 41, 1857.

HOLTTUM, 1957 : 654 ; SEIDENF. & SMITIN., 1965 : 672, fig. 498 ; A. D. KERR, 1969 : 208.
Sarcanthus secundus Griff. ; HOOKER f., 1890*a* : 67 ; KING & PANTLING, 1898 : 241, t. 321.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0166* ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1001.*

Sarcanthus thorelii, see *Camarotis apiculata.*

Sarcanthus tixierii, see *S. mirabilis.*

Sarcanthus tonkinensis, see *Pelatantheria rivesii.*

Sarcanthus tricornis, see *S. crochetii.*

Sarcanthus vientianensis, see *S. mirabilis.*

Sarcochilus pierrei, see *Pteroceras clausum.*

Schoenorchis gemmata (Lindl.) J. J. Smith, Nat. Tijds. Ned. Ind., 72 : 100, 1912.

SEIDENF. & SMITIN., 1963 : 612, fig. 461 ; A. D. KERR, 1971 : 162.
Saccolabium gemmatum Lindl. ; HOOKER f., 1890*a* : 55, GAGNEP. & GUILL., 1934 : 500.
Loc. — Sedone : Bolovens Plateau, *A. D. Kerr 2847.*

Sigmatogyne bia, see *Panisea bia.*

Smitinandia helferi (Hk. f.) Garay, Bot. Mus. Leafl. Harv., 23,4 : 204, 1972.

Saccolabium helferi Hk. f., 1890*a* : 57.
Saccolabium humile Ridl. ; SEIDENF. & SMITIN., 1963 : 617, fig. 465 ; SEIDENF., 1966 : 67.
Smitinandia humilis (Ridl.) Holtt., Gard. Bull. Sing., 25 : 106, 1969.
Loc. — Louang Prabang : Col Den Din, *Seidenfaden 1011, 1013.*

Smitinandia micrantha (Lindl.) Holtt., Gard. Bull. Sing., 25 : 106, 1969.

Saccolabium micranthum Lindl., Hooker f., 1890*a* : 59 ; A. F. G. KERR, 1933 : 239.
Uncifera albiflora Guill. ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 513.
Ascocentrum micranthum (Lindl.) Holtt., 1957 : 735 ; SEIDENF. & SMITIN., 1963 : 595, fig. 446 ; A. D. KERR, 1969 : 207.
Loc. — Xieng Khouang : Tatom, *A. F. G. Kerr 0958* (P!). — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 182.*

Spathoglottis eburnea Gagnep., Bull. Mus. Paris, 2. ser., 3 : 685, 1931.

GAGNEP. & GUILL., 1934 : 369 ; SEIDENF. & SMITIN., 1961 : 343, fig. 262 B (?) ; TIXIER, 1963 : 28.
Loc. — Vientiane : *Tixier 26/55* (P).

I have not studied this plant.

Spathoglottis lobbii Reichenb. f., *in* Walp. Ann., 6 : 455, 1861.

Hooker f., 1890 : 814 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 367 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 342, fig. 261 ; A. D. Kerr, 1969 : 197.
Loc. — Champassak : Bassac, *Thorel.* — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0134* ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1575, Vidal 5557.*

Spathoglottis pubescens Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1831 : 120.

Hooker f., 1890 : 814 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 368 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 343, fig. 262 A.
Loc. — Houa Phan : Samneua, *Poilane 1961* (P). — Xieng Khouang : Phak, *Poilane 16869* (P).

Staurochilus dawsonianum (Reichenb. f.) Schltr., Die Orchideen, 1914 : 577.

Seidenf. & Smitin., 1961 : 601, fig. 451, t. XXVIII.
Trichoglottis dawsonianum Reichenb. f. ; Hooker f., 1890*a* : 43.
Sarathrochilus dawsonianum (Reichenb. f.) Schltr. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 445.
Trichoglottis multiloba Guill., 1965 : 698.
Loc. — Sayaboury : *Brix.*

Staurochilus fasciatus (Reichenb. f.) Ridl., Journ. Linn. Soc., 32 : 351, 1896.

Gagnep. & Guill., 1934 : 446 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 600, fig. 450, t. XXVIII ; A. D. Kerr, 1969 : 208.
Trichoglottis fasciata Reichenb. f. ; Holttum, 1957 : 644, Tixier, 1963 : 31.
Loc. — Vientiane : *Tixier s.n.* ; *Vidal 1698* (P!) ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 1938* (C!). — Khammouane : Nape, *Delacour 177* (P!). — Saravane : between Mekong and Hue, *Harmand 6555* (P!).

Sunipia racemosa (J. E. Sm.) Tang & Wang, Act. Phytotax. Peking, 1, 1 : 90, 1951.

Sunipia scariosa Lindl. ; Hooker f., 1890 : 772.
Ione scariosa var. *magnibracteata* Kerr, 1933 : 237.
Ione siamensis Rolfe ; Gagnep. & Guill., 1934 : 436 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 452.
Ione racemosa (J. E. Sm.) Seidenf., 1969 : 227, figs. 12-16.
Loc. — Xieng Khouang : Muong Cha, *A. F. G. Kerr 0979* (K!).

Thecostele alata (Roxb.) Par. & Reichenb. f., Trans. Linn. Soc., 30 : 144, fig. 29, 1875.

Hooker f., 1890*a* : 19 ; Holttum, 1957 : 558 ; Seidenf. & Smitin., 1961 : 515, fig. 381, t. XXI ; Seidenf., 1966 : 65 ; A. D. Kerr, 1969 : 203.
Loc. — Louang Prabang : Muong Kassy, *Seidenfaden 755.* — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1126.*

Thrixspermum arachnites (Bl.) Reichenb. f., Xen. Orch., 2 : 121, 1867.

Holttum, 1957 : 601 ; Seidenf. & Smitin., 1963 : 519, fig. 383, t. XXII ; Seidenf., 1966 : 65 ; A. D. Kerr, 1969 : 203.
Sarcochilus arachnites (Bl.) Reichenb. f. ; Hooker f., 1890*a* : 41.
Dendrocolla arachnites Bl. ; King & Pantling, 1898 : 242, t. 322.
Thrixspermum centipeda Lour. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 515.
Loc. — Louang Prabang : Muong Kassy, *Seidenfaden 827, 841, 849, 904.* — Vientiane : Vang Vieng, *A. D. Kerr 2079, 2080* (C!). — Khammouane : Nape, *Spire 485* (P!). — Saravane : between Mekong and Hue, *Harmand 1897.*

Thrixspermum hystrix Reichenb. f., Trans. Linn. Soc., 30 : 145, 1875.

Seidenf. & Smitin., 1963 : 528 ; A. D. Kerr, 1969 : 203.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1759.*

In Orchids of Thailand (Seidenf. & Smitin. l.c.) we did not solve the question of the relationship between thix taxon and *T. trichoglottis*, and I have still not studied the problem. A. D. Kerr (l.c.) seems, however, convinced that there are two different entities, of which he gives full descriptions, one difference being that what he calls *T. hystrix* flowers in September, while the plant he lists as *T. trichoglottis* starts flowering in March.

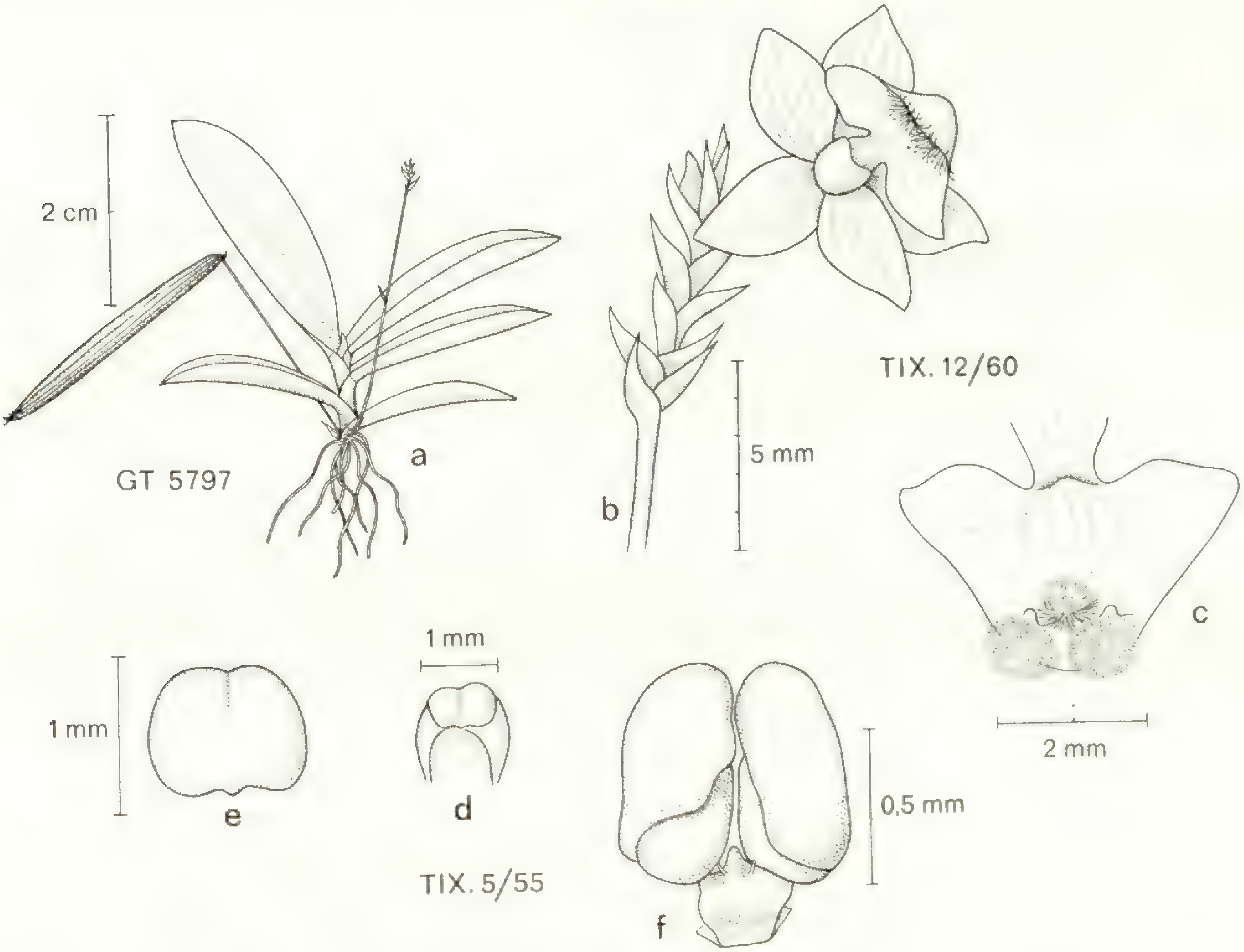


Fig. 6. — *Thrixspermum merguensis* (Hk. f.) Kze.
a., whole plant (a specimen from Khao Yai, Thailand) ; b., rachis and flower ; c., lip ; d., column ; e., operculum ; f., pollinia and stipes (b. and c., after a specimen from Blao, S. Vietnam ; d., e. and f., after the type-specimen of *Ascochilus pusillus* Guill. from Vientiane).

Thrixspermum leucarachne Ridl., Journ. Linn. Soc., 32 : 379, 1896.
Holttum, 1957 : 611 ; Seidenf. & Smitin., 1963 : 519 ; *idem*, 1965 : 819, fig. 615 ; A. D. Kerr, 1969 : 203.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0310* (C!).

Thrixspermum merguensis (Hk. f.) Kze., Rev. Gen., 2 : 682, 1891. Seidenf. & Smitin., 1963 : 525, fig. 386.
Ascochilus (?) *pusillus* Guill., 1957 : 347 ; Tixier, 1963 : 30, figs. 1-6.
Loc. — Vientiane : *Tixier 5/55* (P!).

Already TIXIER (l.c.) felt that this plant belongs in *Thrixspermum.* I have little doubt that it is identical with the plants from Mergui and Ranong, see fig. 6. Dr. GARAY informs me that also *Ascochilus pulvinatus* Guill. (1964 : 539) from Blao is conspecific with this.

Thrixspermum trichoglottis (Hk. f.) Kze., Rev. Gen., 2 : 682, 1891.

HOLTTUM, 1957 : 611 ; SEIDENF. & SMITIN., 1963 : 528 ; A. D. KERR, 1969 : 203.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1217.*

See note to *T. hystrix* above.

Trias disciflora (Rolfe) Rolfe, Hand-list Orch. Cult. Roy. Gard. Kew, 35 : 215, 1896.

SEIDENF. & SMITIN., 1960 : 441, fig. 328 ; SEIDENF., 1966 : 65 ; A. D. KERR, 1969 : 201.
Bulbophyllum disciflorum Rolfe ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 283.
Loc. — Vientiane : Phu Khao Khouai, *Seidenfaden 2959, 2976* ; *A. D. Kerr 1734* (C). — sine loc. : fide ROLFE *in* Kew Bull., 1895 : 7.

Trichoglottis cirrhifera Teijsm. & Binnend., Nat. Tijds. Ned. Ind., 5 : 493, 1853.

HOLTTUM, 1957 : 642 ; SEIDENF. & SMITIN., 1963 : 603, fig. 453 ; A. D. KERR, 1969 : 208.
Saccolabium peperomoides Krzl. ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 502.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 0324.*

Trichoglottis multiloba, see *Staurochilus dawsonianum.*

Tropidia graminae Bl., Fl. Java N. S., 104, t. 41, fig. 3, 1858.

GAGNEP. & GUILL., 1934 : 545 ; HOLTTUM, 1957 : 143 ; SEIDENF. & SMITIN., 1959 : 98.
Loc. — sine loc., *Massie.*

Uncifera albiflora, see *Smitinandia micrantha.*

Uncifera buccosa, see *Robiquetia succisa.*

Unicifera maxilla-leonis, see *Cleisomeria lanatus.*

Vanda denisoniana var. **tessellata** Guill., Bull. Soc. Nat. Hort. Fr., 5. ser., 6 : 167, 1933.

GAGNEP. & GUILL., 1934 : 525.
Loc. — Xieng Khouang, *Marseille* (P).

Vanda lilacina Teijsm. & Binnend., Nat Tijds. Ned. Ind., 24 : 325, 1862.

GAGNEP. & GUILL., 1934 : 518 ; SEIDENF. & SMITIN., 1963 : 585, fig. 439, t. XXVII.
Vanda laotica Guill. ; GAGNEP. & GUILL., 1934 : 527 ; GUILL., 1959 : 273 ; A. D. KERR, 1969 : 207.
Loc. — Vientiane : *Tixier 9/55* (P!) ; *A. D. Kerr 0123.* — Savannakhet : between Savannakhet and Quangtri, *Poilane 11609* (P!).

Vanda parishii, see *Vandopsis parishii.*

Vanda pumila Hk. f., Fl. Brit. Ind., 6 : 53, 1890.

KING & PANTLING, 1898 : 216, t. 288 ; GUILL., 1959 : 273 ; SEIDENF. & SMITIN., 1963 : 583, fig. 437.
Loc. — Xieng Khouang : *Tixier XX/156.*

Vanda saprophytica Gagn., Fl. d'Indochine, 6 : 523, 1934.

Loc. — Xieng Khouang : between Nong Het and Muong Seng, 1 400 m, *Poilane 16711, 16918* (P).

According to information from Dr. Garay, this entity is conspecific with *Vanda kimballiana* Reichenb. f., and I believe he is going to move it to another genus.

Vanda teres Lindl., Gen. & Sp. Orch., 1833 : 217.

Hooker f., 1890*a* : 49 ; King & Pantling, 1898 : 214, t. 285 ; Gagnep. & Guill., 1934 : 518 ; Holttum, 1957 : 719 ; Seidenf. & Smitin., 1963 : 576, t. XXVI ; A. D. Kerr, 1969 : 207.
Loc. — Louang Prabang : *Duc d'Orl.* (P!). — Vientiane : *A. D. Kerr 1963, 1964* (C!) ; Attopeu : *Harmand 1134.*

Vanda tricolor Lindl., Edw. Bot. Reg., sub t. 59, 1847.

Gagnep. & Guill., 1934 : 521.
Loc. — Xieng Khouang, *Poilane 2241* (P) ; *Delacour s.n.* (P).

These plants need further study.

Vandopsis gigantea (Lindl.) Pfitz., Engl. & Prantl., Pfl. fam. 2, 6 : 210, 1889.

Gagnep. & Guill., 1934 : 448 ; Holttum, 1957 : 647 ; Brix, 1962 : 9 ; Seidenf. & Smitin., 1963 : 586 ; *idem*, 1965 : 824 ; A. D. Kerr, 1969 : 207.
Loc. — Vientiane : Vang Vieng, *A. D. Kerr 2144.* — Borikhane : Phu Kadan, *Brix.*

Vandopsis lissochiloides (Gaud.) Pfitz., Engl. & Prantl, Pfl. fam. 2, 6 : 210, 1889.

Holttum, 1957 : 647 ; Seidenf. & Smitin., 1965 : 824, fig. 618 ; A. D. Kerr, 1969 : 207.
Loc. — Borikhane : Paksane, *A. D. Kerr 1866.*

Vandopsis parishii (Veitch & Reichenb. f.) Schltr., Fedde Repert., 11 : 47, 1912.

Gagnep. & Guill., 1934 : 526 ; Seidenf. & Smitin., 1963 : 587, t. XXVII.
Loc. — Xieng Khouang : *Spire 522* (P!).

Vanilla aphylla Bl. Bijdr., 1925 : 422.

Gagnep. & Guill., 1934 : 582 ; Holttum, 1957 : 98 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 57, fig. 39 ; A. D. Kerr, 1969 : 189.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1308* ; Phu Khao Khouai, *A. D. Kerr 0772.*

There is another *Vanilla* from Laos in Paris (*Vidal 1766B*), but as it has no flowers, I have not been able to identify it.

Zeuxine evrardii Gagnep., Bull. Mus. Paris, 2. ser., 3, 7 : 326, 1931.

Gagnep. & Guill., 1934 : 559.
Loc. — Bang-muc, *Thorel.*

The above locality may be in Thailand, I have not yet been able to trace it.

Zeuxine leucochila Schltr., Fedde Repert., 3 : 46, 1907.

Gagnep. & Guill., 1934 : 554 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 85 ; Seidenf., 1968 : 114, fig. 8.
Zeuxine tonkinensis Gagnep. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 555 ; A. D. Kerr, 1969 : 189.
Loc. — Vientiane : Vientiane Plain, *A. D. Kerr 1581* (C!). — Champassak : between Bassac and Ubon, *Thorel.*

Zeuxine strateumatica (L.) Schltr., Fedde Repert. Beih. 1 : 77, 1911-1914.

Holttum, 1957 : 133 ; Seidenf. & Smitin., 1959 : 84, fig. 64 ; A. D. Kerr, 1971 : 153.
Zeuxine sulcata Lindl. ; Gagnep. & Guill., 1934 : 558.
Loc. — Vientiane : Nan Muong Noi, *A. D. Kerr 2759* (C!).

REFERENCES

Backer, C. A., & R. C. Bakhuisen van den Brink, 1968. — Flora of Java. **3**, Groningen.

Brix, P. J., 1962. — Observations sur les Orchidaceae du Phu Kadan. *Bull. Soc. Roy. Sci. Nat. Laos*, Vientiane, **5** ; 3-10.

Finet, A., 1898. — Orchidées recueillies au Yunnan et au Laos, par le Prince Henri d'Orléans. *Bull. Soc. Bot. France*, Paris, **45** : 411-414.

— 1903. — Énumération des espèces du genre *Dendrobium* (Orchidées) formant la collection du Muséum de Paris. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **9** : 295-303.

Gagnepain, F., 1950. — Orchidacées nouvelles d'Indochine. *Ibid.*, 2e sér., **22** (3) : 396-403.

— 1950. — *Idem* (suite). *Ibid.*, **22** (4) : 502-509.

— 1950. — *Idem* (suite et fin). *Ibid.*, **22** (5) : 625-633.

— 1951. — Deux collections précieuses d'Orchidées d'Indochine (Aquarelles). Notulae Systematicae, Paris, **14** (2) : 114-132.

Gagnepain, F., & A. Guillaumin, 1932-1934. — Orchidacées. *In* : Lecomte, Flore Gén. Indoch., **6** : 142-647.

Guillaumin, A., 1925. — Plantes nouvelles des Serres du Muséum. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **31** : 263-264.

— 1930. — Espèces et localités nouvelles d'Orchidées-Vandées d'Indochine. *Bull. Soc. bot. France, Paris*, **77** : 326-340.

— 1953. — Plantes nouvelles, rares ou critiques des Serres du Muséum (Notules sur quelques Orchidées d'Indochine IV). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **25** (2) : 189-190.

— 1955. — *Idem* X. *Ibid.*, **27** (2) : 142-143.

— 1955*a*. — *Idem* XII. *Ibid.*, **27** (5) : 394-398.

— 1956. — *Idem* XIII. *Ibid.*, **28** (2) : 238-243.

— 1956*a*. — *Idem* XIV. *Ibid.*, **28** (5) : 483-488.

— 1956*b*. — *Idem* XV. *Ibid.*, **28** (6) : 547-549.

— 1957. — *Idem* XVI. *Ibid.*, **29** (4) : 345-348.

— 1957*a*. — *Idem* XVII. *Ibid.*, **29** (6) : 500, 501.

— 1958. — *Idem* XVIII. *Ibid.*, **30** (3) : 302-304.

— 1958*a*. — *Idem* XIX. *Ibid.*, **30** (5) : 458-463.

— 1959. — *Idem* XX. *Ibid.*, **31** (3) : 270-273.

— 1959*a*. — *Idem* XXI. *Ibid.*, **31** (6) : 522-525.

— 1960. — *Idem* XXIII. *Ibid.*, **32** (2) : 188-189.

— 1960*a*. — *Idem* XXIV. *Ibid.*, **32** (4) : 368-370.

— 1961. — *Idem* XXV. *Ibid.*, **32** (6) : 562-565.

— 1961*a*. — *Idem* XXVI. *Ibid.*, **33** (3) : 332-335.

— 1961*b*. — *Idem* XXVII. *Ibid.*, **33** (4) : 434-435.

— 1962. — *Idem* XXX. *Ibid.*, **34** (6) : 478.

— 1963. — *Idem* XXXII. *Ibid.*, **35** (6) : 648-653.

— 1964. — *Idem* XXXV. *Ibid.*, **36** (3) : 396-399.

— 1964. (1965). — *Idem* XXXVII. *Ibid.*, **36** (5) : 697-698.

— 1965*a*. — *Idem* XXXVIII. *Ibid.*, **37** (1) : 198-201.

Holttum, R. E., 1957. — Orchids of Malaya. Flora of Malaya 1, 2. ed., Singapore.

Hooker, J. D., 1890. — Flora of British India. London, 5.

— 1890*a*. — *Idem*, 6.

— 1895. — A Century of Indian Orchids. *Ann. Roy. Bot. Gard. Calc.*, **5**.

Hooker, W. J., 1845. — *Bolbophyllum careyanum*. *Curt. Bot. Mag.*, **71**, t. 4166.

Hunt, P. F., & V. S. Summerhayes, 1961. — Notes on Asiatic Orchids III. *Taxon* **10** (4) : 101-110.

Hunt, P. F., & C. G. Vosa, 1971. — The Cytology and Taxonomy of the Genus *Pleione* D. Don (Orchidaceae). *Kew Bull.*, **25** (3) : 423-432.

Kerr, A. D., 1969. — On a Collection of Orchids from Laos. *Nat. Hist. Bull. Siam Soc.*, **23** (1-2) : 185-211.

— 1971. — Further Notes on Laotian Orchids. *Ibid.*, **24** (1-2) : 153-162.

Kerr, A. F. G., 1933. — A Collection of Orchids from Laos. *Journ. Siam Soc. Nat. Hist.*, suppl. **9** (2) : 225-243.

— 1933*a*. — A Trip to Pu Bia in French Laos. *Ibid.* : 193-223.

King, G., & R. Pantling., 1898. — The Orchids of Sikkim Himalaya. *Ann. Roy. Bot. Gard. Calc.*, **8**.

Krânzlin, F., 1901. — Orchidacearum Genera et Species. I, Berlin.

— 1910. — Orchidaceae-Monandrae-Dendrobiinae. Pars I in Engl. Pflanzenr.

Reichenbach f., H. G., 1900. — Xenia Orchidacea. 3, Leipzig.

Santapau, H., & Z. Kapadia, 1959. — Critical Notes on the Orchidaceae of Bombay State I. *Journ. Bombay Nat. Hist. Soc.*, **56** (2) : 188-203.

Schlechter, R., 1919. — Orchideologiae Sino-Japonicae Prodromus. Fedde Repert., Beih. 4.

Seidenfaden, G., 1966. — On a small Collection of Orchids from Laos. *Nat. Hist. Bull. Siam Soc.*, **21** (1-2) : 63-67.

— 1968. — The Genus *Oberonia* in Mainland Asia. *Dansk Bot. Arkiv*, **25** (3).

— 1969. — Notes on the Genus *Ione*. *Bot. Tidsskr.*, Copenhagen, **64** : 205-238.

— 1970. — Contributions to the Orchid Flora of Thailand II. *Ibid.*, **65** : 313-370.

— 1970*a*. — A new Pomatocalpa (Orchidaceae) from Laos. *Nat. Hist. Bull. Siam Soc.*, **23** (4-5) : 569-571.

— 1971. — Contributions to the Orchid Flora of Thailand III. *Bot. Tidsskr.*, Copenhagen, **66** : 303-356.

— 1971*a*. — Notes on the Genus *Luisia*. *Dansk Bot. Arkiv*, **27** (4).

— 1972. — Contributions to the Orchid Flora of Thailand IV. *Bot. Tidsskr.*, Copenhagen, **67** : 76-127.

Smith, J. J., 1905. — Die Orchideen von Java. *Fl. Buitenz.*, 6, Leiden.

— 1933. — Enumeration of the Orchidaceae of Sumatra and neighbouring islands. *Fedde Repert.*, **32** : 129-386.

Spire, Dr., 1905. — Contribution à l'étude de la Flore Indochinoise. *Bull. Soc. Bot. France*, **52** : 551-553.

Summerhayes, V. S., 1955. — *Aerides houlettianum*. *Curt. Bot. Mag.*, 170, t. 260.

— 1955*a*. — Notes on Asiatic Orchids. *Kew Bull.*, 1955.

— 1957. — *Idem* 2. *Ibid.*, 1957.

Tang, T., & F. T. Wang, 1951. — Contributions to the knowledge of Eastern Asiatic Orchidaceae 2. *Acta Phytotaxonomica* Peking, **1** (1) : 23-102.

— 1951*a*. — On the identity of eight Gagnepain's orchidaceous genera from Indo-China. *Acta Sci. Sinica*, **2** (4) : 312-322.

TIXIER, P., 1963. — Contribution à l'étude des Orchidées indochinoises III. *Bull. Soc. Roy. Sci. Nat. Laos*, Vientiane, **9** : 25-33.

— 1966. — *Idem* IV. *Adansonia*, **6** (3) : 494-496.

— 1967. — *Idem* V. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris.*, **39** (6) : 1237-1240.

VIDAL, J. E., 1959. — Nouveautés pour la Flore de l'Indochine. Notul. Syst., Paris. 15.

Manuscrit déposé le 22 décembre 1971.

ADDITIONAL NOTE

During the proof-reading I received Dr. GARAY's paper " On the systematics of the monopodial orchids " (Bot. Mus. Leafl. Harvard Univ., Vol. 23, 4, 1972), introducing quite a series of nomenclatural changes. It has not been technically possible to undertake the consequential changes in my alphabetic enumeration, but I list below the names used by me, followed by Dr. GARAY's new taxa :

Pteroceras clausum	*Cryptopylos clausus* (J. J. Sm.) Garay : 177.
Sarcanthus arietinus	*Cleisostoma arietinum* (Rchb. f.) Garay : 169.
— *crochetii*	— *crochetii* (Guill.) Garay : 170.
— *flagelliformis*	— *flagelliforme* (Rolfe) Garay : 171.
— *mirabilis*	*Sarcoglyphis mirabilis* (Rchb. f.) Garay : 201.
— *racemifer*	*Cleisostoma racemiferum* (Lindl.) Garay : 173.
— *rostellatus*	— *rostellatum* (Ridl.) Garay : 174.
— *siamensis*	— *seidenfadenii* Garay : 174.
— *subulatus*	— *subulatum Bl.*
Vanda saprophytica	*Holcoglossum kimballianum* (Rchb. f.) Garay : 182.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 71, sept.-oct. 1972,
Botanique 5 : 101-152.

Achevé d'imprimer le 30 mai 1973.

IMPRIMERIE NATIONALE

2 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

Apa44

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

3e série

Botanique

b-14

1973

PARIS
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 5e

MISSOURI BOTANICAL
GARDEN LIBRARY

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, 1973

Botanique

SOMMAIRE [1]

† CAPURON, R. — Contribution à l'étude de la Flore forestière de Madagascar. Notes sur le genre *Terminalia* L. .... nº **191**, 11 : 89-180

GUERVIN, C. — Voir LE COQ, C.

— Voir ROBERT, D.

GUILLAUMIN, A. — Contribution à la Flore de la Nouvelle-Calédonie. CXXX. Plantes des îles Walpole et Matthew.................................... nº **192**, 12 : 181-183

HALLÉ, N. — *Chytranthus prieurianus* Baillon (Sapind.) et le problème de son origine........ nº **127**, 7 : 11-20

— Observations nouvelles sur quatre *Bulbophyllum*, Orchidées des Serres du Muséum, trois espèces de Nouvelle-Calédonie, une de Birmanie............... nº **127**, 7 : 21-30

LAROCHE, J. — Voir LE COQ, C.

— Voir ROBERT, D.

LE COQ, C., C. GUERVIN, J. LAROCHE et D. ROBERT. — Mise en place de la silice dans les cellules épidermiques de la feuille d'une Ptéridophyte : *Selaginella kraussiana*. Données fournies par la microscopie électronique à balayage, la microscopie de fluorescence et la microanalyse par sonde électronique. .... nº **200**, 13 : 185-208

LE COQ, C. — Voir ROBERT, D.

MONTARDY-PAUSADER, J. — La morphogenèse prothallienne d'une Fougère, *Gymnogramme sulphurea* Desv., sous l'influence d'une hormone sexuelle animale : l'œstradiol........ nº **126**, 6 : 1-6

ROBERT, D., J. LAROCHE, C. GUERVIN, C. LE COQ et A. SAUVANET. — Mise en place de la silice dans les cellules épidermiques de la feuille d'une Pteridophyte : *Selaginella kraussiana*. II. Étude ultrastructurale.................................... nº **201**, 14 : 209-234

ROBERT, D. — Voir LE COQ, C.

SAUVANET, A. — Voir ROBERT, D.

TIXIER, P. — Bryophytes exotiques.................................... nº **190**, 10 : 73-86

TRAN VAN NAM. — Sur la valeur morphologique des lemmes de Graminées. nº **128**, 8 : 33-57

YOSHIDA, T. — Sur un genre nouveau, *Tokidaea* (Céramiacées, Rhodophytes), du nord du Japon nº **189**, 9 : 61-70

1. La référence portée après chaque titre indique : le numéro d'ordre général du fascicule, le numéro d'ordre à l'intérieur de la section, la pagination de l'article.

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

botanique

6

MISSOURI BOTANICAL

MAR 5 - 1974

GARDEN LIBRARY

N° 126 MARS-AVRIL 1973

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr. M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1973

Abonnement général : France, 360 F ; Étranger, 396 F.

Zoologie : France, 250 F ; Étranger, 275 F.

Sciences de la Terre : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Botanique : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Sciences physico-chimiques : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

3e série, no 126, mars-avril 1973, Botanique 6

La morphogenèse prothallienne d'une Fougère, *Gymnogramme sulphurea* Desv. sous l'influence d'une hormone sexuelle animale : l'œstradiol

par Josette Montardy-Pausader *

Résumé. — De l'analyse comparative du développement du gamétophyte de *Gymnogramme sulphurea* Desv. en présence ou non d'œstradiol animal, il ressort que cette hormone a un effet progressif sur la morphogenèse prothallienne, en fonction de la concentration utilisée.

Peu influente à 10^{-8} et 10^{-9}, elle est responsable d'une auxèse cellulaire à 10^{-7} de même qu'à 10^{-6}. A cette dernière concentration, après avoir accéléré la germination, cette hormone provoque un retard dans l'accomplissement des différentes phases de l'édification prothallienne ; tout spécialement en rendant difficile la mise en place du méristème, elle retarde la différenciation des archégones. Les concentrations 10^{-5} et surtout 10^{-4} ne permettent pas un développement complet du gamétophyte.

Abstract. — From comparative analysis of the development of juvenile prothallium of *Gymnogramme sulphurea* Desv. in the presence of animal œstradiol and in an hormone free medium, it results in the fact that this hormone has a progressive effect on prothallus morphogenesis, which depends on the concentration for which it is used.

It is uninfluential when it is 10^{-8} and 10^{-9} and it is responsible when 10^{-7} and 10^{-6} of cellular auxesis. When 10^{-6} after having caused an acceleration of germination it causes a delay in the accomplishment of the different phases of the prothallus edification, rendering difficult the placing of the meristem, the differenciation of the archegonia being then delayed.

The concentration 10^{-5} and chiefly 10^{-4} seem to be incompatible with an complete development of juvenile prothalli.

Depuis Löve et Löve (1945), de nombreux auteurs, parmi lesquels citons Colonval-Elenkova (1960), Milcou (1966), Kopcewicz (1971), Gawienowski, Cheney et Marsh (1971), Yanagishima (1972), s'intéressent à l'existence et au rôle chez les plantes d'hormones sexuelles s'apparentant à celles rencontrées chez les animaux, mais la plupart de leurs travaux se rapportent aux Angiospermes. Nous-même dans le cadre d'une étude de l'expression sexuelle chez les Ptéridophytes, avons entrepris des recherches sur l'influence des hormones sexuelles animales sur le gamétophyte (Laroche *et al.*, 1972) ; nous nous proposons de présenter ici quelques-uns des résultats ayant trait à l'action de l'œstradiol sur le gamétophyte d'une Filicinée Leptosporangiée, *Gymnogramne sulphurea* Desv.

* *Laboratoire de Biologie végétale appliquée, 61, rue de Buffon, 75005 Paris.*

Techniques

Les spores sont ensemencées sur milieu minéral (DIÉTAL dilué au demi) de composition voisine de la solution de Knop, enrichi en oligo-éléments et solidifié par adjonction de 0,5 % d'agar DIFCO. Les cultures réalisées en tube sont maintenues à température ambiante sous un éclairement continu de 1 500 lux environ.

L'hormone est ajoutée au milieu encore liquide sous forme d'une solution alcoolique ; ses effets sont testés pour des valeurs de concentrations de 10^{-4} jusqu'à 10^{-9}.

Des cultures témoins ont été parallèlement réalisées d'une part sur le milieu de base, d'autre part sur le milieu additionné d'éthanol, solvant de l'hormone.

Résultats

Leur présentation sera faite en fonction des étapes morphogénétiques définies par Guervin (1971). Rappelons à ce propos qu'après la germination se développe un filament protonématique, dont les cellules sous-apicales initient la palette d'une lame prothallienne spatulée, où l'on distingue une zone marginale à partir de laquelle s'ébauchera, en position latérale, un méristème qui sera à l'origine de la lame prothallienne cordiforme. Le gamétophyte apparaît finalement constitué d'une lame prothalienne cordiforme qui porte les vestiges de la lame prothallienne spatulée et du filament protonématique.

Comparons maintenant le développement des gamétophytes en présence d'hormone.

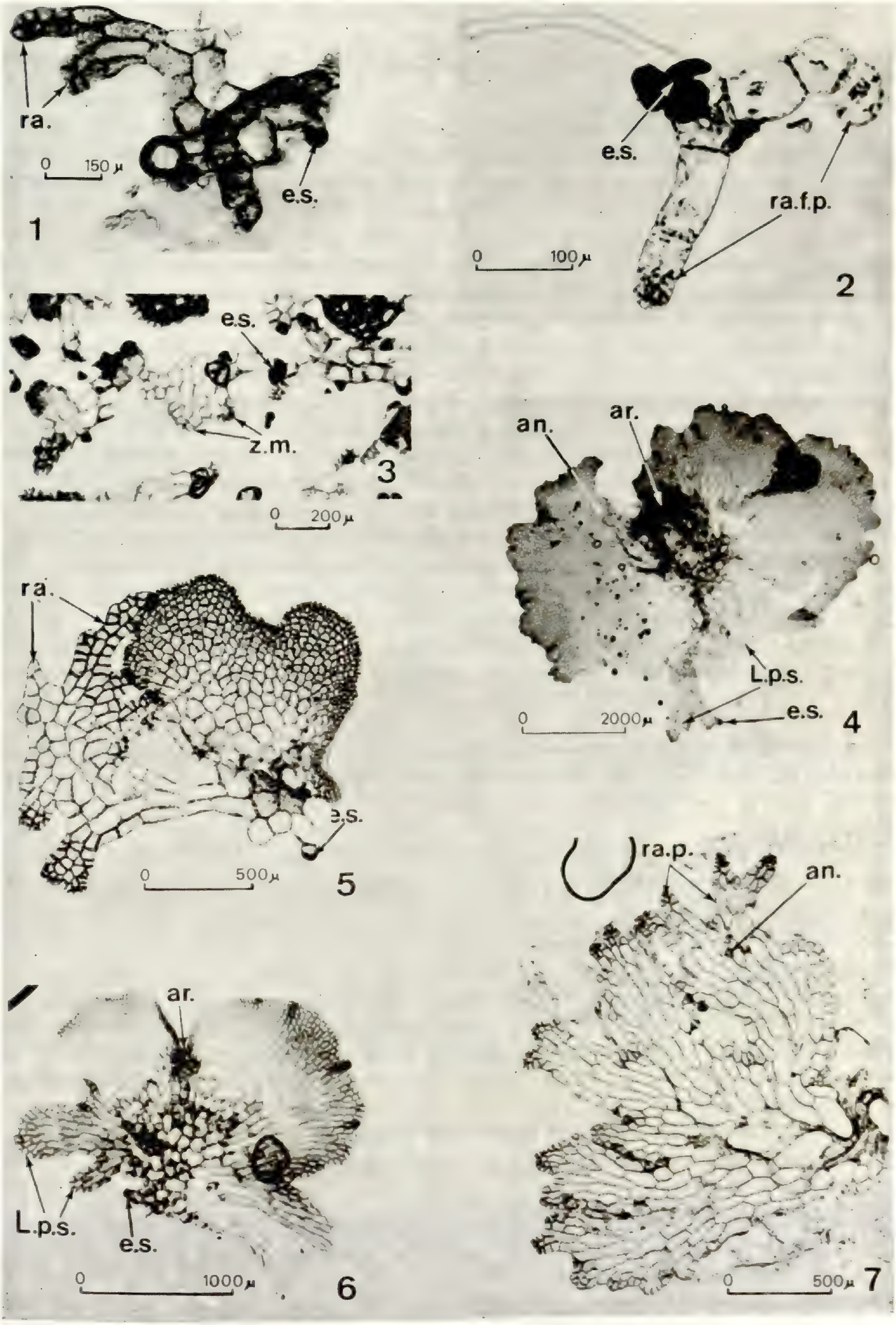
Les cultures témoins additionnées d'alcool montrent que :

— les concentrations d'éthanol inférieures à 1 %, utilisées lors de l'adjonction de l'hormone, n'ont pas d'effet significatif sur le développement prothallien ;

— à 1 %, degré alcoolique des milieux de cultures contenant la dose maximale d'hormone (10^{-4}), la germination est retardée, le gamétophyte se ramifie (pl. I, 5) et la différenciation sexuelle, identique à celle des témoins sans alcool, est différée d'une quinzaine de jours.

PLANCHE I

1. — Lame prothallienne spatulée de 13 jours (10^{-7}g/ml d'œstradiol) avec de nombreuses ramifications (*ra.*) du gaméthophyte ; *e.s.*, enveloppe sporale.
2. — Filament protonématique de 27 jours (10^{-5}g/ml d'œtradiol) avec des ramifications du gamétophyte. *ra.f.p.*, ramifications du filament protonématique ; *e.s.*, enveloppe sporale.
3. — Lame prothallienne spatulée de 14 jours (10^{-6}g/ml d'œstradiol). *z.m.*, zone marginale hétérogène ; *e.s.*, enveloppe sporale.
4. — Prothalle de 35 jours (10^{-7}g/ml d'œstradiol). *ar.*, archégones ; *an.*, anthéridies ; *e.s.*, enveloppe sporale ; *L. p.s.*, lame prothallienne spatulée.
5. — Prothalle de 21 jours dont l'une des nombreuses ramifications tend à devenir cordiforme, témoins avec alcool à 1 % ; *ra.*, ramifications ; *e.s.*, enveloppe sporale.
6. — Prothalle de 26 jours (10^{-6}g/ml d'œstradiol) montrant de nombreuses ramifications dont l'une devient cordiforme. *L.p.s.*, lame prothallienne spatulée ; *ar.*, archégones.
7. — Prothalle de 40 jours dont aucune ramification ne présente encore d'initiation de la lame prothallienne cordiforme (10^{-6}g/ml d'œstradiol) et ne portant exclusivement que des anthéridies. *ra.p.*, ramifications du prothalle ; *an.*, anthéridies.



ra.
0 150 µ
e.s.
1
e.s.
ra.f.p.
0 100 µ
2
e.s.
z.m.
3
0 200 µ
an.
ar.
L.p.s.
0 2000 µ
e.s.
4
ra.
e.s.
0 500 µ
5
ar.
L.p.s.
e.s.
0 1000 µ
6
ra.p.
an.
0 500 µ
7

La germination. — Les doses hormonales faibles (10^{-9}, 10^{-8}) influencent peu la germination, si bien que 4 jours après l'ensemencement, à l'exemple des témoins, 40 % des spores ont germé. Avec des doses de 10^{-7} et 10^{-6}, le pourcentage de germination atteint 70 % dans le même intervalle de temps. A 10^{-5}, il faut attendre 9 jours et, à 10^{-4}, 25 jours avant d'observer les premières spores germées ; les pourcentages oscillent autour de 20 % et, pour la dernière valeur, les spores germées ne tardent pas à dégénérer.

Le filament protonématique. — Achevé au 9e jour chez les témoins sans alcool, ce stade est d'autant plus long que les taux d'hormone sont plus importants ; ainsi de 9 jours à 10^{-9}, il dure jusqu'à 11 jours à 10^{-6}. Toutefois jusqu'à 10^{-6} le filament présente le même aspect que celui des témoins. Par contre à 10^{-5}, trois faits affectent le développement : durée prolongée jusqu'à 25-27 jours, présence de ramifications et croissance cellulaire supérieure à celle des témoins et des individus traités par des doses plus faibles (pl. I, 2).

La lame prothallienne spatulée. — Chez les témoins sans alcool, son évolution se place entre le 9e et le 14e jour. Chez les plantes traitées, le développement morphologique est plus lent : entre 10^{-9} et 10^{-6}, 5 jours supplémentaires sont nécessaires et, à 10^{-5}, ce n'est qu'après 27 jours qu'apparaissent les lames prothalliennes spatulées, qui représentent d'ailleurs pour cette dernière concentration le terme ultime du développement du gamétophyte. Dans tous les cas après traitement, la spatule présente l'installation d'une zone marginale à cellules de tailles irrégulières, à l'encontre de ce qui s'observe chez les témoins ; ce phénomène a pour conséquence le développement de ramifications (pl. I, 1 et 3) ; de plus, le reste du filament protonématique est composé de cellules subissant un allongement sensible.

La lame prothallienne cordiforme. — Chez les témoins sans alcool, son aspect définitif, amorcé vers le 15e jour, est acquis vers le 35e jour ; d'abord femelle (21e jour), cette lame cordiforme devient hermaphrodite au 26e jour et les sporophytes apparaissent à compter du 40e jour.

L'adjonction d'hormone à la concentration de 10^{-6} provoque chez bon nombre de prothalles de nombreuses ramifications (pl. I, 7) dont l'une peut acquérir l'allure cordiforme en une vingtaine de jours (pl. I, 6). Accompagnant ces phénomènes morphologiques, on doit retenir, quant à la sexualité, la mise en place des seules anthéridies (*an.*, pl. I, 7) tant que le gamétophyte n'est que digité, et l'apparition des archégones (*ar.*, pl. I, 6) sur le coussinet dès que la lame prothallienne cordiforme s'est développée.

Pour des individus traités par concentrations plus faibles (10^{-9} à 10^{-7}) ces phénomènes s'estompent et les gamétophytes se comportent de plus en plus comme les témoins, les restes de la lame prothallienne et du filament protonématique étant toutefois assez fortement développés (pl. I, 4).

Discussion — Conclusion

Dégageons les faits essentiels se rapportant au développement cyto-morphogénétique et à l'apparition des organes sexuels d'un prothalle monoïque d'une Fougère, après action d'une hormone sexuelle, l'œstradiol.

Tout d'abord, il faut remarquer que les effets de l'hormone sont progressifs en fonction des diverses concentrations utilisées. En effet, si les concentrations les plus faibles n'apportent que peu (10^{-8}) ou pas (10^{-9}) de modifications par rapport au témoin, les concentrations les plus fortes (10^{-5} et surtout 10^{-4}) apparaissent incompatibles avec un développement complet du gamétophyte. Les effets de l'hormone aux concentrations de 10^{-7} et 10^{-6} nous paraissent significatifs :

— à 10^{-7}, au niveau cytologique puisque l'œstradiol est responsable d'une auxèse cellulaire.

— à 10^{-6}, au niveau cytologique et morphologique, puisque, outre l'action auxésique, on révèle des modifications à l'échelle prothallienne, la morphogenèse et la sexualité étant bouleversées. A cette concentration, nous avons montré que l'action hormonale est double : d'abord bénéfique en favorisant la germination, elle apparaît ensuite néfaste en provoquant un retard dans l'accomplissement des différentes phases morphogénétiques présidant à la réalisation du prothalle adulte. Ce dernier effet semble trouver son explication dans le fait que le méristème ne s'installe que très tardivement après le développement de ramifications gamétophytiques. Du point de vue sexuel, la différenciation des anthéridies ne paraît pas être affectée ; par contre, celle des archégones est retardée jusqu'au moment de l'apparition d'un coussinet.

L'œstradiol, par son action morphogénétique se traduisant par une mise en place difficile du méristème, affecte l'apparition des archégones et met ainsi en lumière les corrélations existant entre la morphologie prothallienne et la sexualité.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

COLONVAL-ELENKOVA, E., 1960. — Observations et expériences sur la sexualisation du prothalle de *Lygodium japonicum* S. W. en milieu stérile et conditionné. *Bull. Soc. r. Sci. Liège*, **29** : 281-297.

GAWIENOWSKI, A. M., R. W. Jr. CHENEY et H. V. MARSH, 1971. — Alteration of sex expression in the cucumber by testosterone and oestradiol. *Phytochem.*, **10** : 2020-2034.

GUERVIN C., 1971. — Contribution à l'étude d'une Polypodiacée : le *Gymnogramme sulphurea* Desv. I. Cytomorphogenèse du gamétophyte. *Rev. Gén. Bot.*, **78** : 5-51.

KOPCEWICZ, J., 1971. — Influence of steroidal hormones on flower sex expression in *Ecballium elaterium* (L.) A. Rich. *Zeit. Pflanzenphysiol.*, **65** : 92-94.

LAROCHE, J., J. P. FOUQUET, C. GUERVIN, C. LE COQ et J. MONTARDY-PAUSADER, 1972. — Influence d'une hormone animale (la testostérone) sur la sexualité des prothalles de l'*Equisetum arvense* L. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **274** : 2887-2888.

LÖVE, A., et D. LÖVE, 1945. — Experiments on the effects of animal sex hormones on dioecious plants. *Ark. Bot.*, **22** : 1-60.

MILCOU, S. M., 1966. — Contributions de l'école Roumaine d'endocrinologie à l'étude de l'action des hormones animales sur les plantes. *Rev. Roum. Biol. Bot.*, **2** : 339-343.

YANAGISHIMA, N., 1971. — Induced production of a sexual hormone in yeast. *Physiol. plant.*, **24** : 260-263.

Manuscrit déposé le 11 octobre 1972.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 126, mars-avril 1973,
Botanique 6 : 1-6.

Achevé d'imprimer le 30 novembre 1973.

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

botanique

7

MISSOURI BOTANICAL

MAR 5 - 1974

GARDEN LIBRARY

N° 127 MARS-AVRIL 1973

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr. M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1973

Abonnement général : France, 360 F ; Étranger, 396 F.

Zoologie : France, 250 F ; Étranger, 275 F.

Sciences de la Terre : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Botanique : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Sciences physico-chimiques : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, no 127, mars-avril 1973, Botanique 7

SOMMAIRE

Nicolas Hallé. — *Chytranthus prieurianus* Baillon (Sapind.) et le problème de son origine 11

— Observations nouvelles sur quatre *Bulbophyllum*, Orchidées des Serres du Muséum, trois espèces de Nouvelle-Calédonie, une de Birmanie 21

Chytranthus prieurianus Baillon (Sapind.) et le problème de son origine

par Nicolas Hallé *

Résumé. — De nouvelles analyses morphologiques comparées font tomber *Chytranthus sacleuxii* Pierre ex Sacleux, de Zanzibar, en synonymie de *Ch. prieurianus* Baillon, espèce méconnue dont la localité d'origine, notée avec doute Guyane ou Sénégambie, était restée inconnue. Il est ainsi démontré, en accord avec les travaux de Verdourt en 1956, que l'espèce est d'Afrique orientale, du Kenya et de Tanzanie. Leprieur ne peut donc pas être le récolteur du premier échantillon qui servit de type à Baillon. Une plante vivante de cette espèce anciennement acclimatée existe toujours dans les Serres du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et se rapporte à l'un des types qui y furent décrits. L'illustration est la première donnée pour l'espèce.

Abstract. — *Chytranthus sacleuxii* Pierre ex Sacleux is a new synonym for *Ch. prieurianus* Baillon. Leprieur could not be the collector of the type of Baillon because this species is neither from Guiana nor from Guinea or Senegal (Senegambia). Baillon was already doubtful about the origin of this species which is now known, after Verdcourt, 1956, from Kenya and Tanzania. Furthermore, a type of this plant is still living in Paris Museum's greenhouse and the author uses it for the first illustration published of this species.

Chytranthus prieurianus Baillon a été décrit dans *Adansonia* (ancienne série, vol. 11), à la date du 15 juillet 1874. C'est la seconde des 45 appellations spécifiques se rapportant de nos jours au genre *Chytranthus* composé d'arbustes monocaules connus seulement d'Afrique tropicale et équatoriale humide. Baillon cite son espèce comme cultivée depuis longtemps dans les Serres du Muséum de Paris où elle était provisoirement nommée *Talisia prieuriana* par A. Brongniart, le genre *Talisia* étant reconnu comme exclusivement sud-américain. La plante passait ainsi pour provenir d'une récolte de Leprieur en Guyane française. Mais Baillon, peut-être influencé par les affinités génériques réelles de sa plante, ajoute « veresimiliter a Senegambia » ce qui était d'autant plus plausible que quelques plantes de Leprieur sont connues comme mal étiquetées, avec des cas de confusions manifestes entre le Sénégal et la Guyane.

Or, 98 années après le travail de Baillon, cette espèce n'a été retrouvée ni en Amérique ni en Afrique occidentale. Postérieurement à 1874, l'herbier du Muséum de Paris s'est toutefois enrichi de quelques échantillons de *Ch. prieurianus* provenant des Serres.

Un premier est stérile ; il a été reçu de M. Labory, chef des Serres, et toujours baptisé *Talisia prieuriana*. Avec la ténacité des appellations erronées, cette détermination fut conservée au moins jusqu'en novembre 1901, date à laquelle D. Bois signala la floraison du *Talisia prieuriana* Hort. Paris. dans le *Bulletin du Muséum*. L'échantillon fut examiné

* *Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.*

par Pierre qui le rapporta correctement au binôme de Baillon, le synonyme *Talisia prieuriana* Ad. Brongniart restant heureusement un nomen nudum.

Un second spécimen, daté de 1934, est florifère ; son étiquette de récolte porte le numéro *1395* avec les mentions suivantes : « *Talisia* sp. sans origine, ressemble au *Chytranthus prieurianus* Baillon ». Sur une autre étiquette, C. Sacleux a donné une confirmation signée de cette détermination. Il s'agissait vraisemblablement toujours, 60 ans après sa description, du matériel connu par Baillon et ayant survécu.

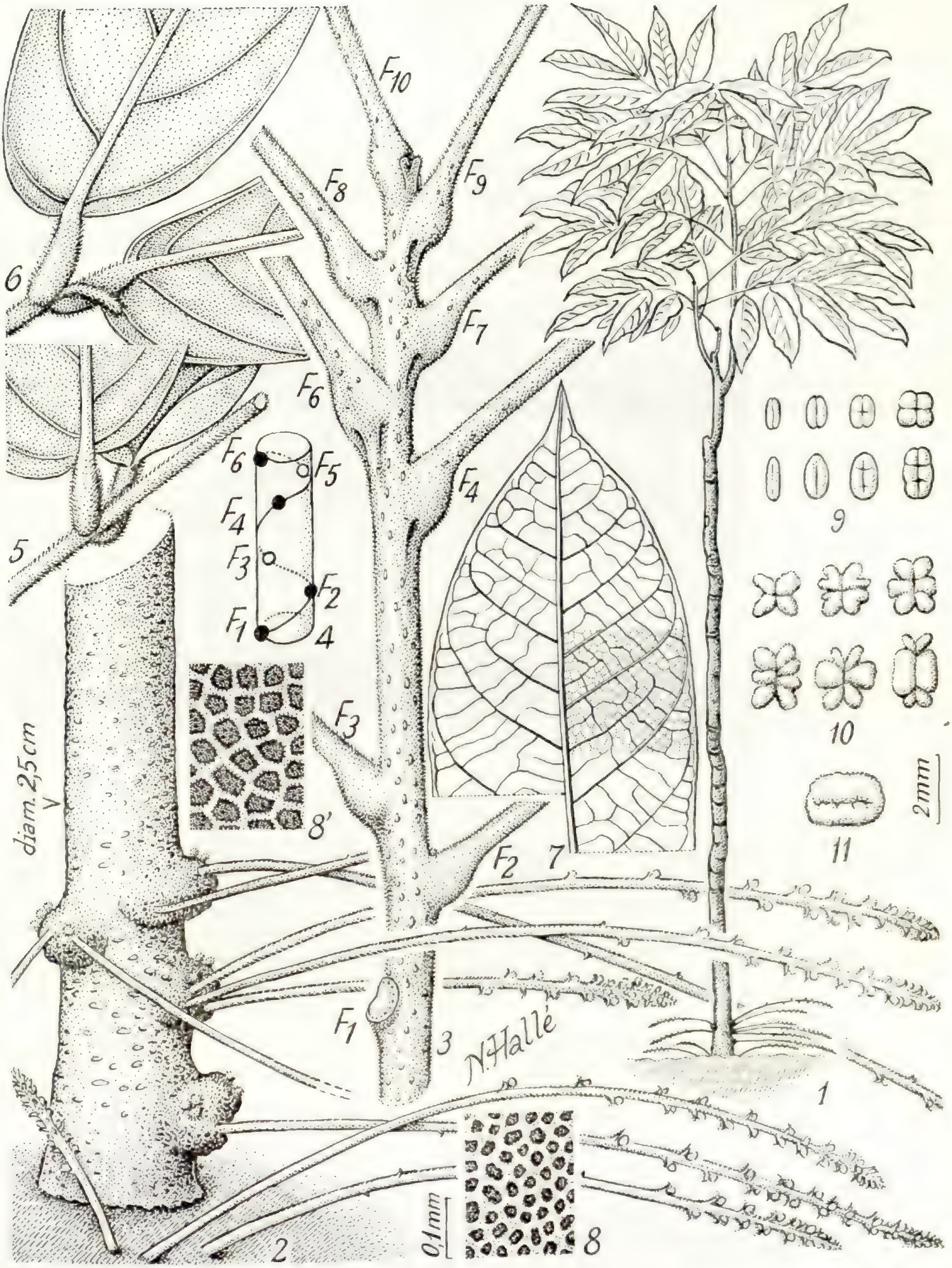
Or, la même année 1934, de façon manifestement simultanée, Sacleux validait par une publication dans le *Bulletin du Muséum*, un *Chytranthus sacleuxii* Pierre, conservé en herbier avec un manuscrit inédit daté de 1905, et issu de graines récoltées à Zanzibar par Sacleux en novembre 1891, matériel ayant fleuri lui aussi dans nos Serres du Muséum ! Mais Sacleux note que sa plante ne survécut pas aux difficultés de chauffage de 1914 ; il ajoute que sa plante portait l'étiquette « *Chytranthus zanzibaricus* Cornu, nomen nudum qui ne paraît pas être sorti des Serres ».

Pour les Flores du Cameroun et du Gabon nous avons été amené à étudier toutes les espèces du genre, beaucoup plus nombreuses en ces pays que partout ailleurs, et à faire de fructueuses analyses et comparaisons. Il est apparu que *Ch. prieurianus* Baillon et *Ch. sacleuxii* Pierre ex Sacleux sont spécifiquement identiques malgré l'opinion de Sacleux : « L'espèce, note-t-il à la suite de la diagnose de Pierre, par ses pédicelles plus courts, ses fleurs (6-7 mm, non 1 cm) plus petites, est bien distincte des espèces connues et particulièrement du *Chytranthus prieurianus* Baillon ». Pourtant, après nos analyses, aucun caractère différentiel important, et la taille des fleurs ne peut être tenu pour tel, n'a pu être retenu pour maintenir l'espèce de Pierre validée par Sacleux. Notons que Pierre n'avait pas repris l'analyse de la plante de Baillon et qu'il avait noté : « Baillon ne parle pas de la glande dorsale subapicale caractérisant le genre *Chytranthus* ». Cette remarque fait allusion à l'un des plus remarquables caractères staminaux de l'espèce (fig. 3, 24 et 25), et non pas du genre où il est facultatif. A cause de ce caractère et de plusieurs autres importants concernant l'anthère, le pistil, les pétales et l'appareil végétatif, la mise en synonymie s'imposait.

Localisation du type de Baillon

Cette synonymie permet enfin de résoudre le problème de la localité d'origine du type de Baillon. *Chytranthus prieurianus* est donc d'Afrique orientale ! Son type est clai-

Fig. 1. — *Chytranthus prieurianus* Baillon : 1, pied florifère de 1,50 m ; 2, base du même pied, 3 cm de diam. au niveau du sol ; quelques bourgeons inflorescentiels rose vif sont visibles sur les glomérules lignifiés ; quelques inflorescences sont issues de glomérules situés au-dessous du niveau du sol ; 3, sommet de la tige montrant les jeunes entre-nœuds lenticellés de 6,5 mm de diam., les bases pétiolaires et les fossettes sous-pétiolaires ; 4, schéma phyllotaxique se rapportant au détail précédent, la F5 étant avortée ; 5, détail de pétiolules opposés ; 6, détail du sommet du rachis foliaire montrant l'appendicule pubescent long de 5 mm ; 7, nervation du limbe séché × 0,9 ; 8, détail fortement grossi de l'épiderme supérieur du limbe en lumière réfléchie ; 8′, même détail chez la ssp. *longiflorus* (Verdcourt) N. Hallé ; 9, lenticelles de rameau juvénile, formes croissantes de gauche à droite ; 10, lenticelles sur tige aoûtée, formes diverses à lèvres subéreuses plus ou moins rayonnantes ; 11, très vieille lenticelle étirée transversalement de la partie inférieure de la tige. (Sauf 8′, tous les détails sont dessinés d'après le matériel vivant des Serres.)


F10
F9
F8
6
F7
F6
F6
F5
F4
F4
5
F3
F2
F1
4
8'
diam. 2,5 cm
F3
F2
7
9
10
2mm
11
F1
3
N. Hallé
1
0,1 mm
2
8

rement entaché d'une localisation erronée. L'origine de la plante de Sacleux est Zanzibar ; une sous-espèce bien connue, *longiflorus* Verdcourt, est du Kenya et du Tanganyika.

« Guiana gallica, ut aiunt (selon les dires) » : Baillon exprimait ainsi ses doutes et nous révélait que l'origine du type lui était suspecte. Avec une sorte de flair Baillon interpréta Guiana en Guinea tout en conservant le nom du prétendu récolteur Leprieur. Il ne s'agissait aucunement d'un lapsus comme le suggère Radlkofer en 1932 dans sa monographie de la famille (« an sphalm. Guinea ? »).

Il s'ensuit que c'est à un récolteur autre que Leprieur que nous devons être redevables de la première introduction de cette espèce dans nos Serres. On ne saura sans doute jamais qui fut ce récolteur, mais parmi les noms possibles on peut citer Bernier, Boivin, Chapelier, Commerson, Dupetit-Thouars, Pervillé, Richard... Il est bien certain qu'à cette époque les botanistes étaient à la merci des vents contraires qui pouvaient dérouter fort loin leurs embarcations ; ils profitaient alors de brèves escales pour récolter des plantes ou des graines vivantes.

Le sujet vivant des Serres

Par bonheur et grâce aux soins efficaces du personnel des Serres du Muséum, nous avons pu étudier un spécimen vivant de *Chytranthus prieurianus* : c'est un arbrisseau florifère en bel état de santé, haut de 1,50 m, d'un diamètre de 3 cm au niveau du sol. Aucun numéro ne permet de contrôler son origine, mais le nom précieusement conservé donne à penser que cette plante fut connue de Baillon, son âge étant susceptible de dépasser 100 ans. Cette plante s'accorde très exactement aux caractères morphologiques décrits par Baillon et à ceux de son type séché mais à une grave exception près : le disque est pubescent (fig. 3, 18) ! Nous avons d'abord soupçonné ce caractère d'être pathologique car il était alors totalement inconnu dans le genre *Chytranthus*. Or, des analyses patientes et réitérées, autant que l'état appauvri du matériel le permettait, nous ont permis de découvrir des poils en petit nombre sur le disque de fleurs du numéro 102 de Sacleux (fig. 3, 15), sur la partie du type florifère ayant été récoltée à Zanzibar même. Au contraire, tous les autres matériaux de l'espèce observés étaient à disques bien glabres.

Notes taxonomiques et morphologiques

Chytranthus prieurianus Baillon

Adansonia, 1874, **11** : 241. — Radlkofer, 1932, Pflanzenreich Sapind. : 793.

— *Chytranthus sacleuxii* Pierre ex Sacleux, *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 1934, **40** : 110. Syn. nov. Le matériel type correspond à une forme de l'espèce qui n'est que peu sensiblement moins vigoureuse que le type.
— *Ch. zanzibaricus* Cornu, nom. nud.
— *Talisia prieuriana* Ad. Brongn., nom. nud.

La sous-espèce type a ainsi été décrite deux fois, sur matériel ☿, par Baillon et Pierre, mais elle n'a jamais fait l'objet d'illustration. Nos figures seront complétées par quelques observations nouvelles sur du matériel vivant comparé à du matériel sec ou réhydraté.

Feuilles : la base du limbe de la foliole est symétrique ou non, un peu cordée ou arrondie, parfois large et parfois étroite jusqu'à cunée subaiguë, jamais franchement aiguë (fig. 1, 5 et 6). Dessus du limbe olivacé, à épiderme typique du genre (observé × 50), finement réticulé à 2-3 mailles pour 0,1 mm (fig. 1, 8).

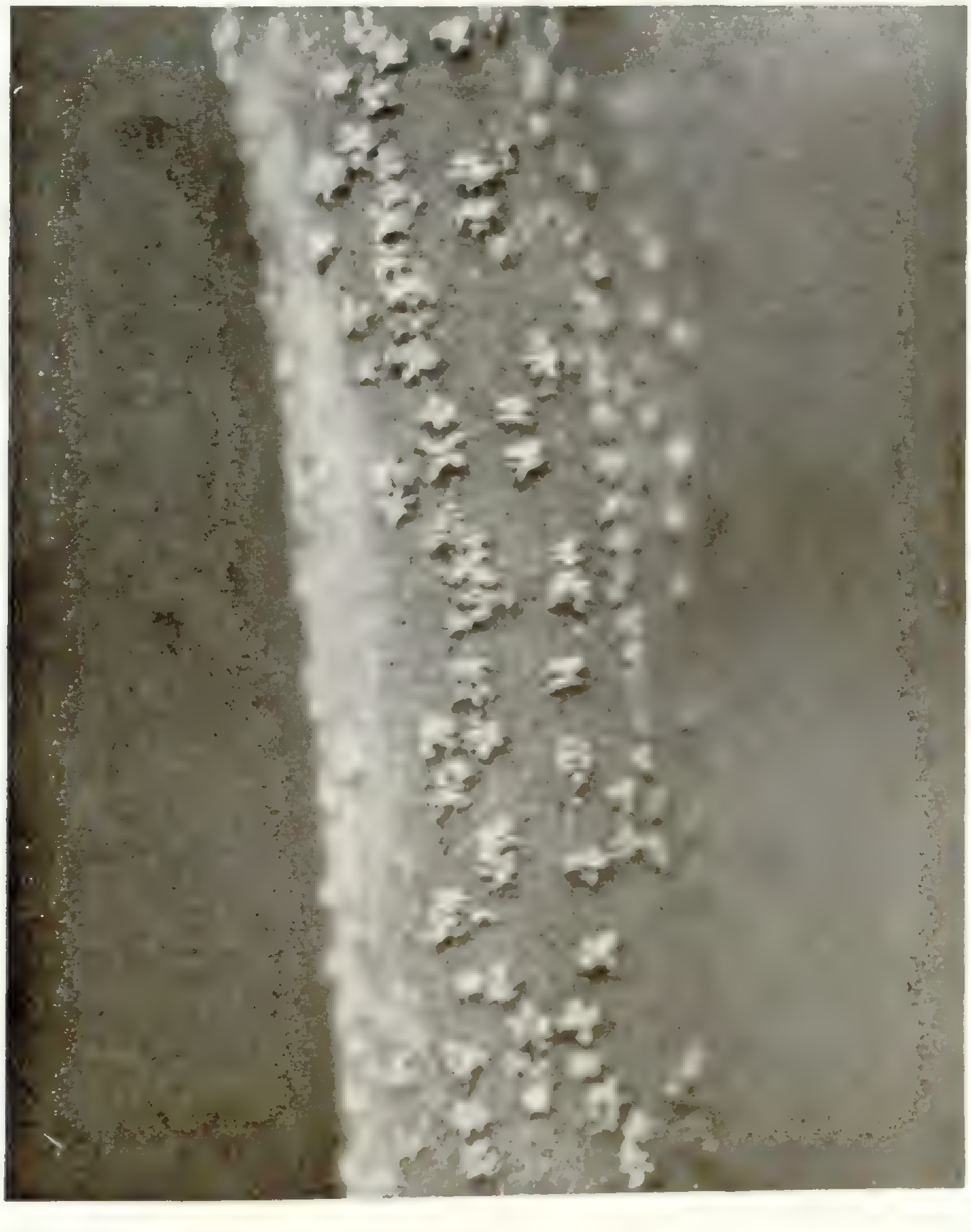
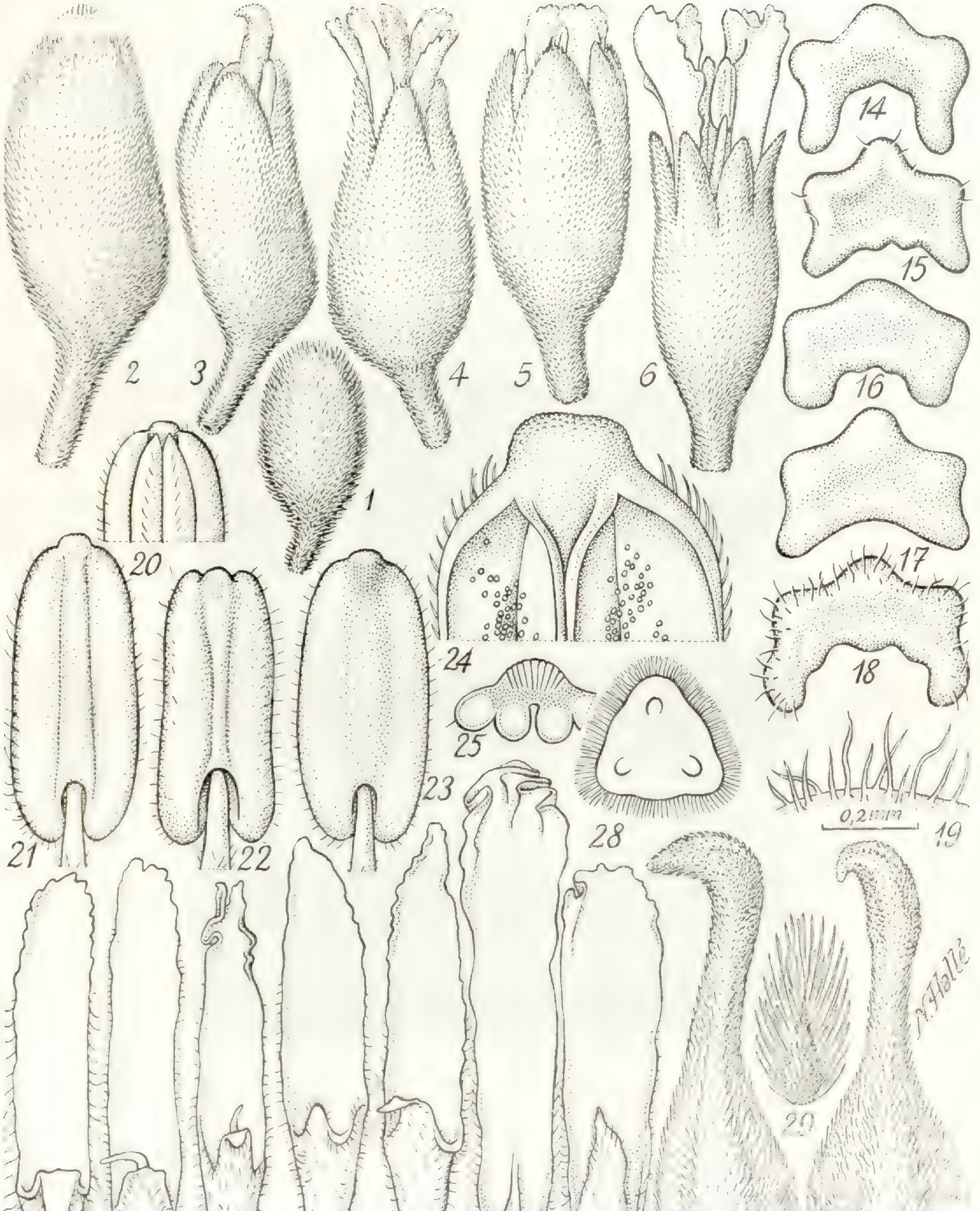


Fig. 2. — *Chytranthus prieurianus* Baillon.
Aspect du tronc dans sa partie haute aoûtée montrant les lenticelles × 2. Photo J. P. Reduron.

Fleur : la variabilité intéresse les dimensions, soit 5 à 10 mm pour la longueur et 1,8 à 2,6 mm pour la largeur ; l'onglet des pétales varie de 1/3 à 1/5 de la longueur du pétale (fig. 3, 7 à 13) ; la ligule est très variable, plus ou moins longue, dressée ou réfractée, doublée ou non d'un appendice linéaire, variation qui est du même ordre que celle qui a été observée chez plusieurs autres espèces du genre. Largeur du disque variant de 0,9 à 1,7 mm ;


0,2 mm
N. Hallé

les satellites glandulaires indiqués par PIERRE se rapportent vraisemblablement à une fleur anormale et n'ont été retrouvés chez aucune autre fleur. Notons que le seul *Chytranthus* qui présente un satellite du disque bien constant est *Ch. setosus* Radlk. Pilosité du disque observée chez le spécimen vivant des Serres : poils incolores effilés, unicellulaires de 0,2 mm, s'échelonnant sur la crête sommitale subpériphérique du disque (fig. 3, 18 et 19). Caractère bien constant de l'ovaire : les trois loges ne sont pas séparées par des sillons étroits comme chez les espèces triloculaires ouest-africaines, les intervalles sont au contraire épaissis longitudinalement, montrant en coupe une forme un peu convexe, visible sur le vivant et plus nettement encore sur le sec (fig. 3, 28). La pilosité des anthères est constituée (dans toutes les fleurs à ovaire fertile observées) de poils mous très fins, plus ou moins étalés, jamais raides ni ascendants comme chez *Ch. mannii* Hook. f. et ses proches. Le connectif (fig. 3, 20 à 25) qui n'avait pas été décrit par BAILLON présente au sommet un apicule un peu renflé, faiblement saillant et hyalin, suivant le terme de VERDCOURT parfaitement approprié et conforme à ce que l'on peut observer sur le matériel réhydraté de la sous-espèce type.

AFFINITÉS

Avec son ovaire triloculaire, ses étamines au nombre de 7 ou 8, ses anthères pubescentes et la pubérulence rase de son calice, les espèces les plus proches de *Ch. prieurianus* sont *Ch. macrophyllus* Gilg, *Ch. edulis* Pierre et *Ch. gilletii* De Wild. Malgré ses particularités, l'espèce appartient donc à la section *Chytranthus* qui compte en outre des anthères glabres comme *Ch. mannii*, le type du genre. La différenciation des cellules apicales du connectif (fig. 3, 25) rappelle, avec un développement moindre, la gibbosité remarquable qui existe chez *Ch. mortehanii* (De Wild.) De Voldere ex Hauman, *Ch. klaineanus* Radlk., *Ch. angustifolius* Exell, *Ch. talbotii* (Bak. f.) Keay, *Ch. macrobotrys* (Gilg) Exell et Mendonca et *Ch. imenoensis* Pellegrin. Il y a là un argument de plus en faveur du maintien en synonymie du genre *Glossolepis* dont les espèces ont été transférées parmi les *Chytranthus* par EXELL en 1928, ce qu'approuvèrent PELLEGRIN (1955), VERDCOURT (1955) et les auteurs de divers travaux postérieurs.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ (se rapportant en totalité à la forme ⚥)

a. — *Type de l'espèce : s.n.*, serres chaudes, juillet 1866, hort. Parisi, herbier donné par M. HOULLET, Jardinier en chef des Serres (1869, nº 1), fl. (holotype P). Isotype vivant dans les Serres du Muséum, diamètre du tronc au niveau du sol 3 cm en 1972 (fl. nov.).

b. — *Type du syn. Ch. sacleuxii : Sacleux 1012*, cult. hort. Mus. Paris. 1905, communicavit LABORY.

FIG. 3. — *Chytranthus prieurianus* Baillon : 1, bouton juvénile, diam. 1,9 mm ; 2, bouton, diam. 2,6 mm ; 3 et 4, fleur ⚥, diam. 2,4 mm ; 5 et 6, fleur ♂, diam. 2,5 mm et 2 mm ; 7 et 8, pétales de fleur immature, long. env. 3,3 mm ; 9 à 13, pétales de 4 à 5,5 mm de longueur ; 14 à 18, disques larges de 1 à 1,5 mm env. ; 19, détail de la pilosité du disque précédent ; 20, sommet d'anthère, face interne avant déhiscence ; 21 à 23, anthères faces externes, largeur 0,6 à 0,8 mm ; 24, sommet d'anthère ouverte montrant l'apicule large de 0,3 mm ; 25, coupe transversale subapicale d'anthère ; 26 et 27, pistils longs de 5 mm ; 28, coupe du précédent ; 29, pistillode de fleur ♂. — *Type s.n.*, 1866 : 2, 7, 16, 20, 21 ; *Serres 1395* : 3, 8, 9, 17, 23, 25, 27, 28 ; *Sacleux 1012* : 1, 11, 15, 22 ; *Serres s.n.*, 1972 : 4, 10, 18, 19, 26 ; *Drummond et Hemsley 1937* : 5, 6, 12, 13, 14, 24, 29.

chef des Serres (holotype P) fl., manuscrit original de Pierre et dessin inédit de E. Delpy daté de décembre 1904 ; autres spécimens isotypes (portant le même numéro) Zanzibar, dans la plaine rocheuse (fl. février 1891, et stérile décembre 1889).

c. — *Échantillons complémentaires : Sacleux 507*, Zanzibar (fl. et fr. janvier 1888) P. ; *Serres du Muséum 1395*, sans origine (fl. 1934) P. ; *Serres du Muséum* 1972, sans origine (fl. novembre) P.

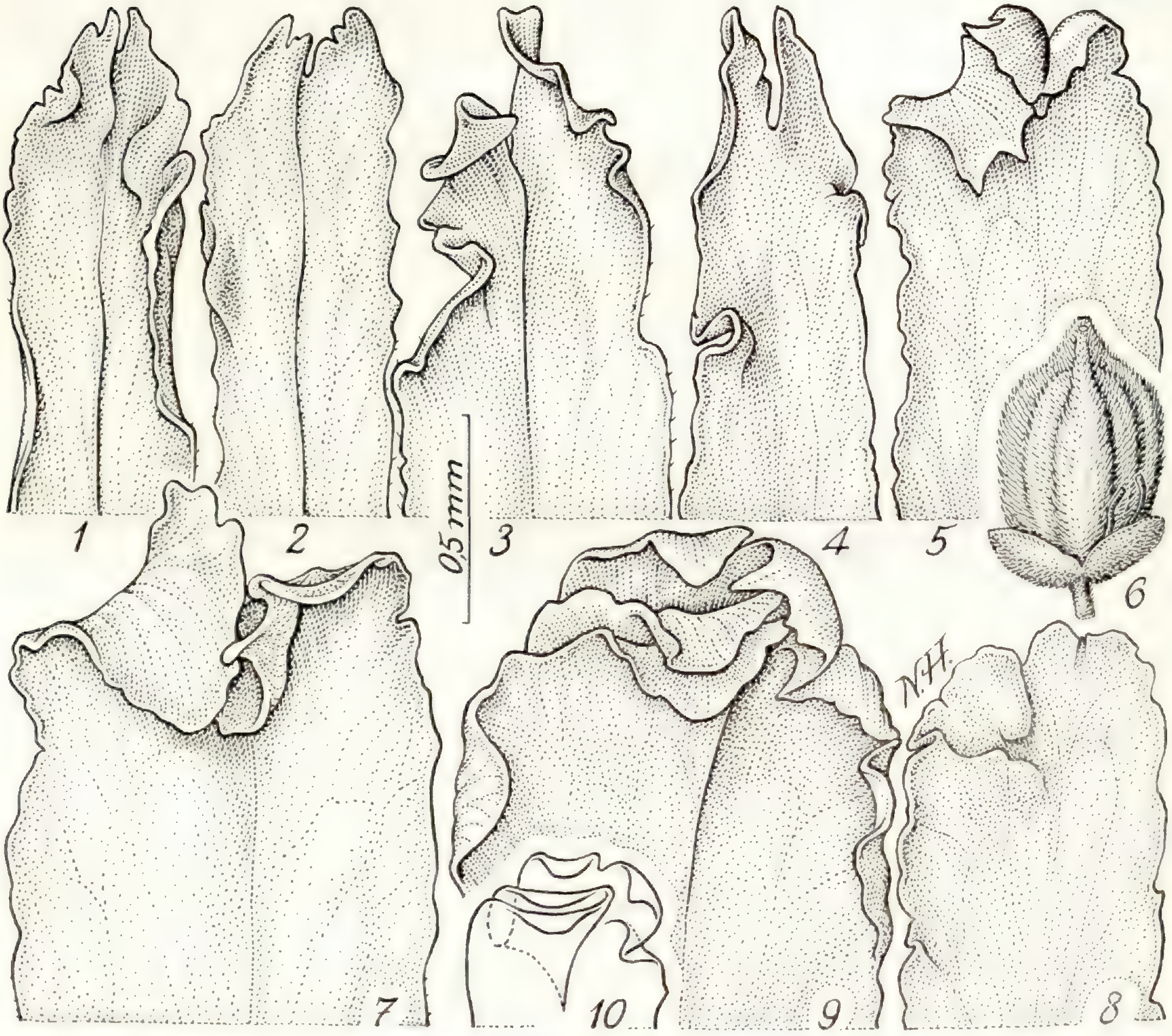


Fig. 4. — *Chytranthus prieurianus* Baillon : sommets de pétales : 1 et 2, *type s.n.*, 1866 ; 3, *Serres s.n.* 1972 ; 4, *Serres 1395* ; 5, *Sacleux 1012* ; 6, jeune fruit de 5 mm de diam., *Sacleux 1012* ; 7 à 9, *Drummond et Hemsley 1937* ; 10, schéma explicatif du précédent détail.

Chytranthus prieurianus Baillon subsp. **longiflorus** (Verdcourt) N. Hallé, comb. nov.

— *Ch. sacleuxii* Pierre ex Sacleux subsp. *longiflorus* Verdcourt, *Kew Bull.*, **4** : 604, 1955 (1956). Syn. nov.

Les caractères de longueur des pièces florales ont reçu une place injustement prépondérante dans la diagnose de Verdcourt : c'est ce qui apparaît avec évidence, malgré l'opinion précédemment citée de Sacleux (cf. p. 12), compte tenu de la variation de ces caractères chez la sous-espèce type. L'examen du type [1] de Verdcourt nous a permis de connaître la forme femelle et l'ovaire dans sa forme avortée (fig. 3, 29). Un autre caractère remarquable de ce type concerne le réticule cellulaire épidermique de la face supérieure du limbe foliaire : il y a 1,5-2 mailles pour 0,1 mm (fig. 1, 8') contre 2-3 mailles chez la sous-espèce type ; elles sont ainsi plus grandes que celles de nombreuses espèces observées dans le genre *Chytranthus* (aussi bien que dans les genres *Radlkofera*, *Pancovia*, *Deinbollia* et *Aphania* où un sondage a été effectué chez diverses espèces). Enfin la ligule du pétale a été observée comme très variable, parfois même soudée dans l'axe et sans lobe libre (fig. 3, 12), ce qui n'avait pas été rencontré dans la sous-espèce type.

Matériel étudié (forme ♂)

Drummond et Hemsley 1937, Lusunguru, district de Morogoro, Tanganyika (fl., 31 mars 1953, type K!).

Il reste, en guise de conclusion, à regretter que *Chytranthus prieurianus* porte un nom spécifique fondé sur une erreur, Leprieur n'étant pas à l'origine de sa découverte, et que la sous-espèce *longiflorus* porte elle aussi une appellation défectueuse, ses fleurs n'étant pas plus longues que celles du spécimen type de la sous-espèce type.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bois, D., 1901. — Liste des plantes intéressantes qui ont fleuri dans les serres du Muséum du 20 juin au 20 novembre 1901. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 1re sér., **7** : 378-379.

Hallé, N. (sous presse). — Flore du Gabon. *In* : R. Fouilloy, Sapindacées, genre *Chytranthus*.

Radlkofer, L., 1932. — Das Pflanzenreich Regni veg. consp. 4 (165), Sapindaceae 1, *Chytranthus* et gen. aff. : 776-799.

Sacleux, Ch., 1934. — Un *Chytranthus* nouveau de M. Pierre dans les collections faites en 1891 dans l'île de Zanzibar. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **6** (1) : 110-111.

Verdcourt, B., 1956. — Sapindaceae, the genus *Chytranthus* Hook. f., in East Africa. *Kew Bull.*, **10** (4), 1955 (1956) : 602-607.

Manuscrit déposé le 8 février 1973.

1. Matériel aimablement communiqué par M. le Directeur de l'Herbarium de Kew Gardens.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 127, mars-avril 1973,
Botanique 7 : 11-20.

Achevé d'imprimer le 30 novembre 1973.

Observations nouvelles sur quatre *Bulbophyllum*, Orchidées des Serres du Muséum, trois espèces de Nouvelle-Calédonie, une de Birmanie

par Nicolas Hallé *

Résumé. — Quatre espèces de *Bulbophyllum*, parmi lesquelles une comb. nov., font l'objet de descriptions amplifiées à la suite de nouvelles analyses effectuées sur le vivant. Certaines particularités remarquables sont soulignées, notamment la morphologie complexe du pétale et du labelle chez *B. hexarhopalos* Schltr., les structures de la base du labelle et de la colonne chez *B. capillipes* (Guillaumin) N. Hallé, l'odeur chez *B. mackeeanum* Guillaumin. Les figures détaillées illustrant cet article sont les premières publiées de ces quatre espèces.

Bulbophyllum hexarhopalos Schlechter

In : Engl. Bot. Jahrb., 1906, 39 (1) : 83.

Avec sa diagnose originale latine de 18 lignes cette espèce est restée insuffisamment connue. En 1967, Guillaumin (Not. System., **10** : 66) note : « labelle verruqueux dessus » ce qui n'est pas exact : les verrues sont plutôt des papilles et sont localisées sous les flancs du labelle (pl. I).

Épiphyte décombante à tiges peu rameuses dépassant 12 à 30 cm de longueur. Pseudobulbes unifoliés d'environ 9 × 5 mm, espacés et masqués par des écailles grisâtres membranacées, amples et nervurées, tubuleuses sur 15 mm pour 20-24 mm de longueur. Limbe sessile de 23-43 × 13-26 mm, charnu, épais de 2 mm, arrondi, subcordé à la base, brièvement aigu au sommet, à ligne médiane apparente seulement par le sillon de la face supérieure.

Inflorescences uniflores presque dissimulées sous les feuilles. Pédoncule et ovaire longs d'environ 14 mm avec une bractée tubuleuse insérée vers le tiers inférieur qui masque l'articulation du pédicelle située à peu près à mi-longueur. Bouton ové atténué, aigu, subtrigone à sépales latéraux dépassant le médian de 0,3 mm. Fleur épanouie à calice étalé, d'une largeur totale de 13 mm. Sépales subégaux d'environ 10 × 4 mm, jaunes, elliptiques à sommet aigu, indupliqués à la préfloraison. Pétales remarquables blanc ochracé : la base de 1,8 mm de largeur embrasse la colonne ; le limbe très court forme deux lobes portant chacun 3 (ou 4) appendices : massues dépassant 4,5 × 0,5 mm, à surface inégalement plissée, granuleuse, à pédoncule lisse et grêle long de 0,5-1 mm ; ces massues sont chiffonnées à la préfloraison ; 3 appendices plus courts et grêles, longs de 3 mm dont un pour le pédon-

* *Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.*

1'
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
N. Hallé

cule filiforme, à partie terminale granuleuse, sont insérés entre les deux sommets du limbe pétalaire. Labelle charnu rouge grenat, ové de 3,2 × 1,7 × 2,2 mm, à sillon étroit dessus, plus large dessous, à joues papillifères dont les granulations deviennent, vers les parties latérales inférieures, de grosses papilles succulentes gonflées de liquide grenat, et brillantes comme des perles ; le sommet présente des papilles raides en forme de poils ; la base est lisse, jaune, fendue en deux courts ailerons sinueux au-dessus de l'insertion. Colonne massive haute de 2,2 mm, à plusieurs denticules accompagnant les stélidies qui sont courtes, et une paire de denticules antérieurs bordant la fosse stigmatique ; couleur jaune mouchetée de rouge sur le devant jusqu'au pied qui est un peu bossu sous l'attache du labelle. Anthère jaunâtre de 1,2 mm de longueur, globuleuse et tronquée sur le bord antérieur. Pollinie double, longue de 0,7 mm, large de 0,4 mm, jaune d'or ; chaque élément est obliquement tronqué et apiculé en avant. Ovaire de 1 mm de largeur, cylindrique, cannelé.

Fruit vert, pendant, fusiforme de 25 × 8 mm, plus les restes du calice et le pédoncule de 15 mm ; forme trigone en coupe, avec les angles saillants alignés sur les massifs placentaires, ces derniers fourchus vers 1 mm.

Matériel de référence. — *Schlechter 15620* (syntype P!), forêt de montagne vers 100 m d'altitude près de Hou-Hinna (3 janvier 1903).

Autres matériaux étudiés. — *Baumann-Bodenheim*, Mission Franco-Suisse *14041*, forêt Mois de Mai vers 300 m ; *15931*, Tao.
Le Rat s. n., Poindimié (fr. février).
MacKee 23335, Neakoun, col d'Amos, 450 m (fl. et fr. verts, novembre ; fl. Serres Muséum Paris, 20 octobre 1972).
J. M. Veillon 2591, rivière Bleue, 160 m (fr. verts, mai).

Ce *Bulbophyllum* appartient à la section *Epicrianthes* Hook. f. Il est ainsi apparenté à quelques espèces de Java (*B. javanicum* (Bl.) J. J. Smith et *B. undecifilum* J. J. Smith) et de Sumatra (*B. vesiculosum* J. J. Smith et *B. rigidifilum* J. J. Smith).

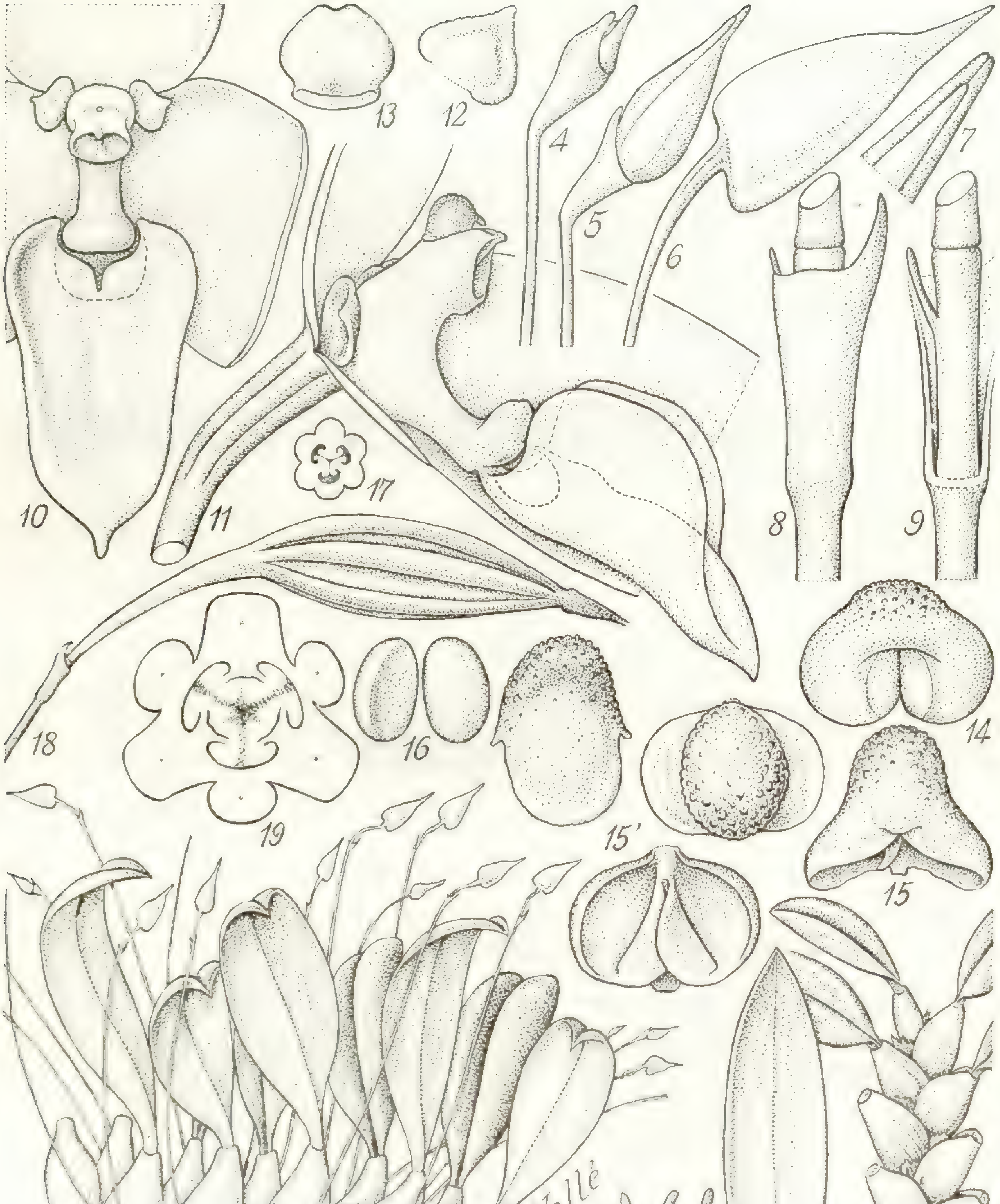
Bulbophyllum capillipes (Guillaumin) N. Hallé, comb. nov.

= *Cirrhopetalum capillipes* A. Guillaumin, Notul. System., 1941, **10** (2) : 67.

La diagnose originale compte six lignes. Les pétales et d'autres organes essentiels n'ont pas été décrits (pl. II).

PLANCHE I

Bulbophyllum hexarhopalos Schlechter (*MacKee 23335*). 1, base de la feuille recto et verso et pseudobulbe de 9 × 5 mm ; 1′, coupe transversale du limbe 23 mm ; 2, bouton floral 10 × 3,5 mm ; 3, fleur vue de face, largeur 13 mm ; 4, détail de la base du pétale, longueur env. 3 mm sans les appendices ; 5, gros appendice, partie renflée longue de 4,5 mm ; 6, petit appendice de 3 mm ; 7, labelle de profil 3,2 × 1,7 mm ; 8, *id.*, vu par-dessus ; 9, *id.*, vue apicale ; 10, colonne 2,2 × 2,7 mm ; 11, pollinie en vue oblique 0,7 mm ; 12, coupe de l'ovaire 1 mm ; 13, rameau fructifère × 1 ; 14, fruit ; 15, *id.*, coupe transversale 8 mm de diamètre.



10
11
13
12
4
5
6
7
8
9
17
18
19
16
15'
14
15
N.Hallé
3
20
2
1

Épiphyte croissant en bouquet dense de rameaux courts à pseudobulbes étroitement bisériés, de 10-12 × 5-6 *mm, piriformes, lisses ou, par déshydratation, cannelés ou finement* striés en long, unifoliés. Limbe coriace dressé, arqué, de 30-52 × 7-14 mm, brièvement atténué à la base, lancéolé aigu au sommet.

Inflorescences souvent nombreuses, dressées, uniflores, issues chacune du dessous d'un pseudobulbe, à pédoncule cylindrique lisse, grêle de 60 × 0,3 *mm, muni de trois* bractées tubuleuses ; la première vers la base, la seconde sous la mi-hauteur, la troisième, longue de 2,6 mm, à acumen arqué ; cette dernière masque presque entièrement un appendicule de 0,6 mm, bien constant (pl. II, détails 8 et 9), dont la nature est problématique (sommet d'axe avorté ?). Pédoncule floral atteignant 8 mm sous l'ovaire cylindrique cannelé qui mesure environ 2 × 0,8 mm. Sépales jaune pâle, les trois à peu près semblables, s'ouvrant assez largement, de 8-9 × 3 mm dont un acumen étroitement atténué aigu de 2 mm ; dans le bouton qui mesure 9 × 4 mm, le sépale médian est dépassé de 0,3-0,5 mm par les sépales latéraux. Pétales brièvement ovés aigus, de 0,3-0,5 × 0,4 mm, jaune pâle. Labelle jaune en forme de langue de 3,5 × 2,5 mm, à sommet faiblement apiculé ; dans la partie la plus large les bords sont relevés ; la base est creusée d'une cavité qui s'ouvre au-dessus de l'insertion sous une lèvre fendue. Pied de la colonne muni d'un callus dépassant l'insertion du labelle, large de 1,2 mm et se trouvant coiffé par la cavité du labelle décrite ci-dessus ; la lèvre fendue est retenue par le callus qui bloque ou au moins freine la retombée du labelle. La colonne est haute de 1,6-1,7 mm, jaune pâle, dépourvue de stélidies, à sommet apiculé médian en avant de l'anthère qui est rejetée en arrière tandis que la fosse stigmatique s'ouvre obliquement vers l'avant. Anthère verte d'environ 0,5 × 0,5 mm, à sommet épaissi, arrondi et verruculeux. Deux pollinies simples, globuleuses, vertes dans le bouton puis jaunes, de 0,4 mm, à face interne plane ou un peu déprimée.

Fruit de 13-16 × 4,5-5,7 mm sans le pédoncule et les restes persistants du calice, vert, sillonné, très semblable en coupe à celui du *B. hexarhopalos* mais avec des côtes plus épaisses et des massifs placentaires plus larges. Graine de 0,3 × 0,8 mm, jaunâtre à extrémités blanches atténuées.

Matériel de référence. — *Pancher s. n.*, mont Koghi (donné en 1870) : type de Guillaumin comptant seulement quelques pseudobulbes, un limbe foliaire et les débris d'une fleur disséquée. (P!).

PLANCHE II

Bulbophyllum capillipes (Guillaumin) N. Hallé (*MacKee 9801 et 20236*). 1, rameau vu par-dessus × 1 ; 2, limbe vu par-dessous × 1 ; 3, touffe florifère vue de profil × 1 ; 4, bouton juvénile engagé dans la bractée ; 5, bouton sortant de la bractée ; 6, bouton 9 × 4 mm ; 7, détail du sommet du bouton montrant l'apex du sépale médian en retrait de 0,3 mm ; 8, bractée longue de 2,9 mm ; 9, détail de l'appendicule sous la bractée, longueur 0,6 mm ; 10, fleur ouverte montrant de face la colonne en vue apicale et le labelle large de 3,5 mm ; 11, colonne et labelle de profil dans la fleur ouverte (en pointillé le contour de la fosse suprabasale) ; 12, pétale long de 0,5 mm ; 13, callus du pied de la colonne vu de face au-dessus de la *charnière* du labelle ; 14, anthère dans le bouton moulant les pollinies globuleuses juvéniles ; 15 et 15′, anthères dans la fleur épanouie, vue de face, profil, dessus et dessous, hauteur 0,5 mm ; 16, pollinies séparées, 0,4 mm ; 17, coupe de l'ovaire 0,8 mm de diamètre ; 18, fruit ; 19, *id.*, en coupe, diamètre 5,7 mm ; 20, graines de 0,3 *mm*.

AUTRES MATÉRIAUX ÉTUDIÉS. — *L. Bernardi 9483*, mont Dzumac, 850 m (fr. juv. juillet) ; *9922 bis*, Mé Ornana et mont Dogny, 950-1 000 m (fr. v. août).
Guillaumin et Baumann-Bodenheim 9010, Mé Amméri, 700 m ; *10474*, Mé Aoui ; *12659*, mont Bouo, 700 m (fl. avril).
Hurlimann 1403, col entre Ouinné et Koelagogamba, 900 m (fl. mai).
MacKee 4023, mont Koghi, 850-900 m (fr. v. février) ; *9801*, Haute Ouinné, 400 m (pieds vivants dans les Serres du Muséum, Q3/F3/1963) ; *12424*, col d'Amieu, Mé Ongué, 600 m (fl. et fr. verts avril) ; *20236*, crête 900 m entre mont Dzumac et mont Ouin (pieds vivants dans les Serres du Muséum, W210/F21/1969) ; *20491*, Pouébo, 500 m sur pente, est du mont Mandjelia (fl. mars) ; *24856*, mont Koghi, 500 m (fr. juv. janvier).

La clé de GUILLAUMIN (*l. c.* : 68) suggère une affinité avec *Cirrhopetalum uniflorum* Schlechter, position qui ne résiste pas à une analyse plus détaillée. *C. uniflorum* a un sépale médian beaucoup plus court, soit approximativement la moitié des latéraux, des pétales de 3,3 × 1,5 mm subulés au sommet sur 0,4 mm, une anthère située transversalement au sommet de la colonne et des pseudobulbes présentant à sec 3 ou 4 crêtes aliformes minces. Parmi les *Bulbophyllum*, *B. capillipes* trouve au contraire sa place dans la section Micromonanthe Schlechter.

Bulbophyllum atrorubens Schlechter

In : Engl. Bot. Jahrb., 1906, 39 (1) : 82.

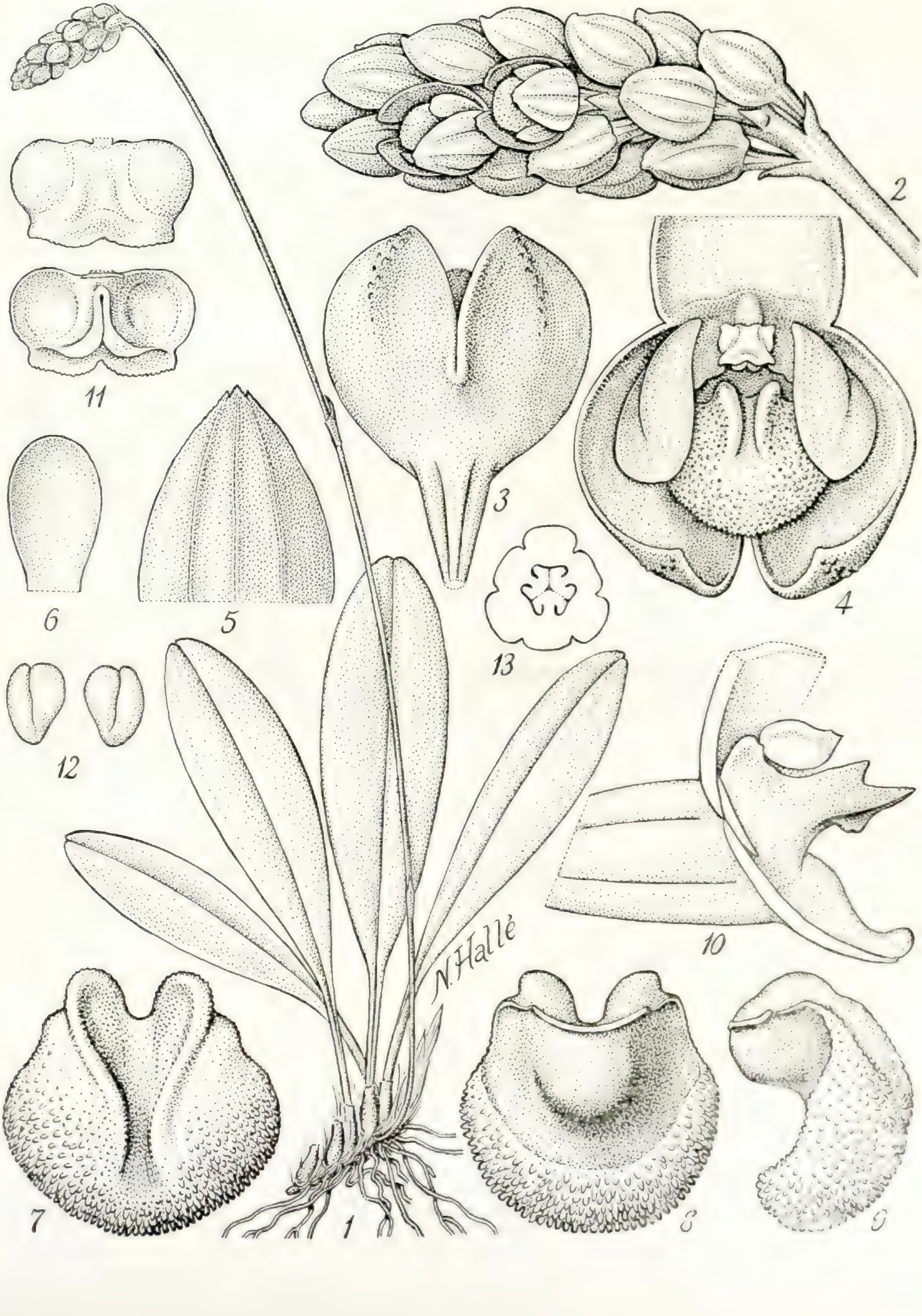
Diagnose originale de 18 lignes. — A. GUILLAUMIN, Notul. Syst., 1941, **10** (2) : 67. Dans la clé, le labelle est décrit à tort comme mince alors qu'il est charnu (pl. III).

Pseudobulbes réduits de 6 × 4 mm, échelonnés sans espaces, peu apparents, plutôt dissimulés, unifoliés. Pétiole de 5-20 × 1,5-1,8 mm ; limbe dressé, longuement elliptique de 4-5,5 × 1,7-2,1 cm, charnu, épais de 1,5-2 mm, à base atténuée, à sommet obtus très brièvement émarginé et subsymétrique. Écailles inférieures à fibres plus ou moins persistantes.

Inflorescence solitaire naissant sous un pseudobulbe ; pédoncule dressé, cylindrique, lisse, rosâtre, long de 10-20 cm, d'un diamètre de 0,9 mm ; une bractée stérile vers 3,5 cm de hauteur, tubuleuse et longue de 7 mm ; seconde bractée vers 11,5 cm de hauteur, de 5 mm à sommet acuminé ; grappe dense, brusquement décombante au sommet du pédoncule, longue de 13 mm sur 5,5 mm de largeur, d'environ 22 fleurs ; rachis vert ainsi que les ovaires sessiles et longs de 1,3 mm. Bractées deltoïdes de 1 mm ou moins. Bouton ové de 3 mm. Fleur de 3,5 mm de largeur, violacée ; la face interne des sépales latéraux est d'un rouge grenat plus vif ; sépale médian subdeltoïde de 2,5 × 2,1 mm à trois nervures un peu

PLANCHE III

Bulbophyllum atrorubens Schlechter (*MacKee 20878 bis*). 1, pied florifère × 1 ; 2, grappe 13 × 5,5 mm ; 3, fleur vue par-dessous, large de 3,5 mm ; 4, fleur vue antérieure ; 5, sépale médian long de 2,5 mm ; 6, pétale face interne 1,1 mm ; 7, labelle vu par-dessus, large de 1,4 mm ; 8 et 9, *id.*, vu par-dessous et de profil ; 10, profil de la colonne ; 11, anthère vue par-dessus et par-dessous, largeur 0,6 mm ; 12, pollinies 0,25 mm ; 13, coupe de l'ovaire 0,7 mm de diamètre.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
N. Hallé

saillantes et sommet triapiculé ; sépales latéraux contigus sous le pied de la colonne puis divergents ; ils sont ovés, à ligne médiane un peu verruculeuse vers le sommet ; pétales elliptiques de 1,1 × 0,9 mm, en cuiller, rouge violacé ; labelle arrondi de 1,4 × 1,4 mm, charnu, arqué de profil, bicaréné dessus, papillifère sur les côtés et au sommet, ochracé violacé. Colonne très courte sous l'anthère, atteignant 0,9 mm de la base au sommet des stélidies ; ces dernières, rouge grenat plus foncé, sont obliquement bidentées ave cen outre une saillie du bord de la fosse stigmatique apparente de profil. Anthère jaune pâle de 0,6 mm de largeur, moins longue que large, à bord antérieur finement denticulé et émarginé à l'apex. Deux pollinies doubles, longues de 0,25 mm, jaunes. Ovaire non noué, subtriangulaire, de 0,7 mm de diamètre en coupe transversale médiane. Fruit non connu.

Matériel de référence. — *Schlechter 15495* (isotype P!), mont Ignambi près d'Oubatche, vers 700 m d'altitude (fl. 19 décembre 1902).

Autres matériaux étudiés. — *Baumann-Bodenheim, Mission Franco-Suisse 15948*, Tao (26 décembre 1951).

MacKee 20878 bis, haute vallée de Mou, exploitation forestière Devillers, forêt humide vers 600 m (stérile le 25 septembre 1969 ; fl. Serres du Muséum le 24 octobre 1972).

Cette espèce de la section Racemosae Reichb. f. s'apparente selon son auteur à *B. trifolium* Ridl. de la péninsule Malaise.

Bulbophyllum mackeeanum Guillaumin

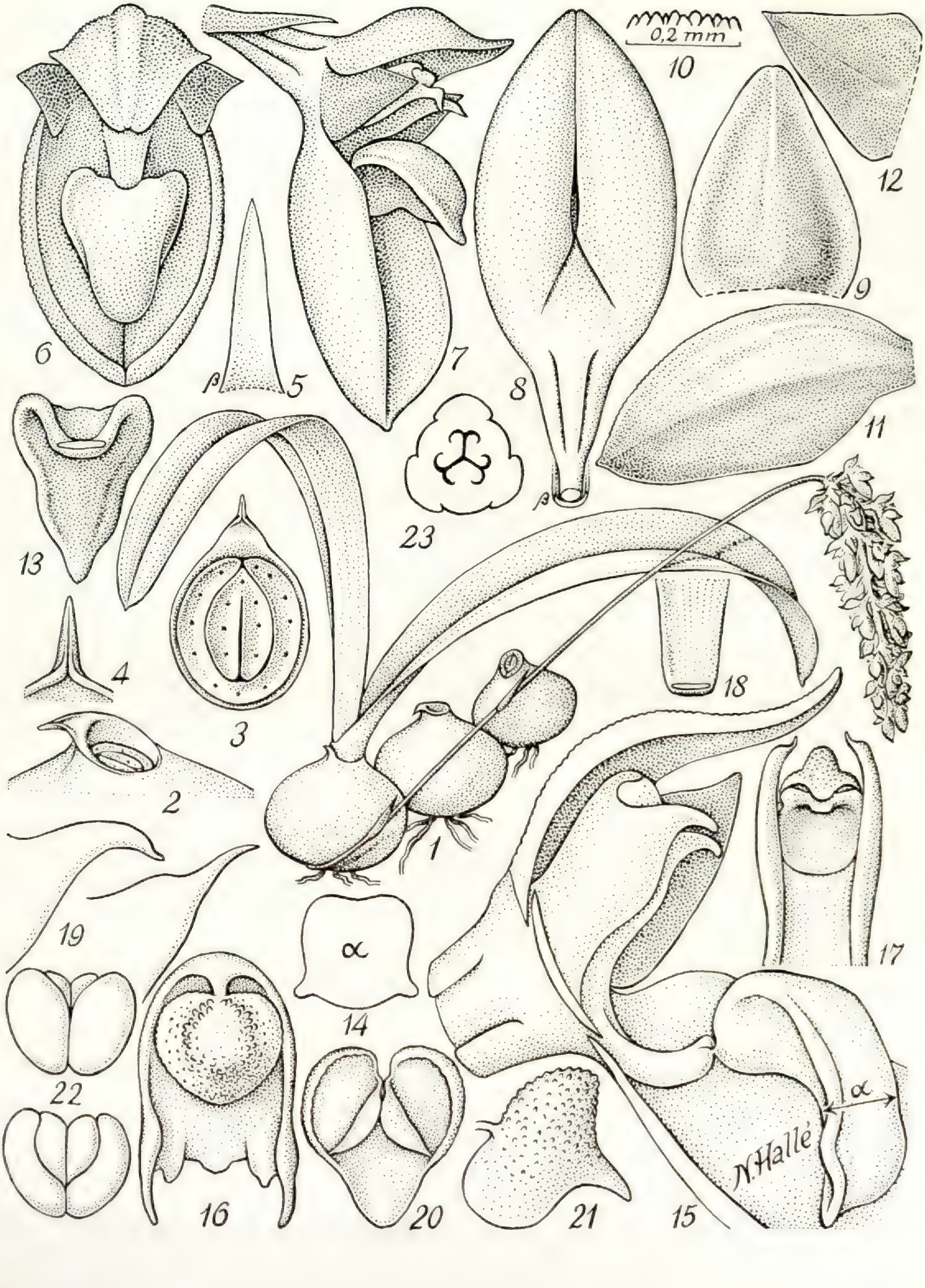
Bull. Mus. Hist. nat., Paris, sér. 2, 1962, **34** : 95.

La diagnose originale de 10 lignes est fondée sur un simple spécimen défeuillé (pl. IV).

Pseudobulbes juxtaposés de 9-14 mm de diamètre et environ 7-10 mm d'épaisseur au-dessous du col, vert pâle, globoïde sans côtes, à surface d'aspect plutôt terne ; col du pseudobulbe présentant un petit limbe de 2 mm dont un mucron aigu de 1 mm. Deux feuilles oblongues à bords parallèles à fines nervures visibles par transparence ; limbe un peu charnu, faiblement plié en long, de 5,5-5,8 × 1,1-1,3 cm, à sommet brièvement aigu avec un mucron terminal de 0,3 mm. Le sommet du pseudobulbe défeuillé présente deux cicatrices foliaires en fer à cheval.

PLANCHE IV

Bulbophyllum mackeeanum Guillaumin (Type : *MacKee 6184*). 1, pied florifère × 2/3 ; 2, sommet d'un pseudobulbe défeuillé ; 3, *idem*, en vue apicale (5 × 3 mm) ; 4, détail de l'apex long de 1 mm de l'écaille enveloppant les cicatrices foliaires ; 5, bractée de 2 × 0,5 mm ; 6, fleur vue antérieure ; 7, *id.*, vue latérale oblique ; 8, *id.*, vue par la face adaxiale, longueur 5,5 mm, largeur 2,3 mm ; 9, sépale médian 2,4 × 1,9 mm ; 10, détail de la surface du sépale supérieur ; 11, sépale latéral, longueur 4 mm ; 12, pétale 1,5 × 1 mm ; 13, labelle vu par sa base ; 14, coupe transversale du labelle 0,6 mm ; 15, profil de la colonne et du labelle ; 16, colonne vue par-dessus ; 17, colonne vue antérieure 1,5 × 0,7 mm ; 18, mentum vu par-dessus, large de 0,5 mm ; 19, variation des stélidies ; 20, anthère vue par-dessous large de 0,5 mm ; 21, anthère vue de profil ; 22, pollinie recto et verso, largeur 0,4 mm ; 23, coupe de l'ovaire, diamètre 0,8 mm.



0,2 mm
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
α
β
N. Hallé

Contrairement à la première inflorescence décrite par Guillaumin, la floraison a été observée avec pseudobulbe feuillé. Pédoncule de l'inflorescence rosâtre, grêle, de 0,5 mm de diamètre, long de 5 cm, muni de deux écailles aiguës engainantes, l'une située vers le 5e inférieur, de 5 × 1,5 mm, l'autre située vers la mi-longueur, de 3 × 1 mm ; sommet du pédoncule brusquement coudé à la base de la grappe spiciforme qui est pendante, d'environ 28 × 7 mm, avec 25 fleurs rougeâtres ; le rachis est violacé, non cannelé, cylindrique, lisse avec les fleurs alternes orientées approximativement dans 5 directions rayonnantes. Bractées lancéolées aiguës de 2 × 0,5 mm, vert pâle. Pédoncule floral de 0,5 mm surmonté par l'ovaire long de 1,5 mm, également vert pâle. Fleur épanouie, haute d'environ 4,5 mm. Sépale médian triangulaire subcucullé, micropapilleux-ruguleux, de 2,4 × 1,9 mm. Sépales latéraux adhérents entre eux au-delà du pied de la colonne dont une partie triangulaire de la surface est visible en dessous. Chaque sépale latéral est long de 4 mm, ové-aigu, à bord libre aminci et frangé de microdenticulations cellulaires. Pétales triangulaires aigus, longs de 1,5 mm, d'un rouge grenat intense. Labelle rouge grenat de 1,8 × 1,4 mm, en forme de langue, apiculé, marginé latéralement, arqué et bossu de profil vers le tiers inférieur, à coupe transversale vers le tiers supérieur subquadrangulaire. Colonne jaune pâle, haute de 1,3 mm, à stélidies plus ou moins aiguës, un peu incurvées, longues d'au moins 0,5 mm. Anthère jaune pâle de 0,5 mm en forme de casque, bossue et verruculeuse dessus, à joues amincies cuculliformes, à apex deltoïde. Pollinie jaune vitellin, globuleuse, de 0,4 mm, composée de 4 éléments dont les deux externes plus largement enveloppants. Fruit inconnu.

Fleurs peu voyantes à vive odeur de punaise des bois.

Matériel de référence. — *MacKee 6184* (holotype P! ; isotype vivant dans les Serres du Muséum, référence L 346 / F 212 nec 214), Birmanie, roches calcaires du Taunggyi, alt. 1 550 m, 11 janvier 1958, récolte unique conservée vivante à Paris où elle fleurit depuis 1961. Ce spécimen est de vigueur très réduite ce qui est semble-t-il en rapport avec la caducité des limbes.

L'espèce a été dédiée par le Professeur Guillaumin à mon collègue et ami H. S. MacKee, spécialiste, récolteur et connaisseur de la Flore de la Nouvelle-Calédonie et dont les récoltes, réputées par leur qualité, ont dépassé 26 000 numéros en juillet 1972.

La position systématique de cette espèce resterait à préciser. Par ses sépales latéraux soudés en avant du pied de la colonne, elle se situe dans la section Ploiarium Schlechter qui groupe un nombre considérable d'espèces.

Manuscrit déposé le 9 janvier 1973.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., n° 127, mars-avril 1973,
Botanique 7 : 21-30

Achevé d'imprimer le 30 novembre 1973.

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

botanique

8

MISSOURI BOTANICAL
MAR 5 - 1974
GARDEN LIBRARY

N° 128 MARS - AVRIL 1973

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr. M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro**, à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1973

Abonnement général : France, 360 F ; Étranger, 396 F.

Zoologie : France, 250 F ; Étranger, 275 F.

Sciences de la Terre : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Botanique : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Sciences physico-chimiques : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3eme série, nº 128, mars-avril 1973, Botanique 8

Sur la valeur morphologique des lemmes de Graminées

par Tran Van Nam *

Résumé. — L'étude morphogénétique des différents types de lemmes montre leur homologie avec une feuille végétative complète, avec ses gaine, limbe, appareils ligulaires ventral et dorsal et appendices latéraux.

Abstract. — The study of the morphogenesis of some lemmas shows their homology with a complete foliage leaf including sheath, limb, dorsal and ventral ligules and lateral appendages.

SOMMAIRE

I. Historique : diverses opinions au sujet des lemmes 33
II. Observations personnelles 35
A. — Lemmes « ensiformes » 36
B. — Lemmes non « ensiformes » 38
1. Lemmes des Bambusoideae 38
2. Autres lemmes non « ensiformes » 41
C. — Cas tératologiques 51
III. Conclusions : interprétations morphologiques 54
A. — Lemmes normales 54
B. — Lemmes modifiées 55

I. HISTORIQUE : DIVERSES OPINIONS AU SUJET DES LEMMES

La glumelle inférieure, ou lemme, bien qu'elle soit habituellement considérée comme partie intégrante de la fleur des Graminées, est en fait la bractée axillante de la fleur, insérée sur la rachéole de l'épillet. Alors que les glumes et la paléa subissent souvent des modifications de forme, ou des réductions parfois importantes, la lemme existe de façon constante, et sa morphologie est peu variable dans une espèce donnée. On doit noter qu'elle est souvent munie d'une arête, tout au moins quand elle axille une fleur fertile, notamment chez les Andropogoneae et les Aveneae.

Il est donc hors de doute que la lemme est homologue d'une feuille ; tous les auteurs, depuis le début du xixe siècle, l'admettent d'ailleurs. C'est quand il faut préciser cette

* Mme Tran Van Nam, *née* Tran Thi Tuyet-Hoa, *Université de Paris VI, UER 59, Équipe de Morphologie I, 1, rue Guy-de-la-Brosse, 75005 Paris.*

homologie que les opinions diffèrent. Pour ne citer que des interprétations extrêmes, P. Bugnon (1921) n'y voit que l'équivalent d'un limbe graminéen, Čelakovský (1897) pense que c'est l'équivalent de la gaine foliaire qui formerait la totalité de la lemme, alors que Duval-Jouve (1871) écrit : « une glumelle avec arête complète répond à une feuille complète ; la glumelle correspond à une gaine, sa partie supérieure à la ligule, la colonne au pétiole, la subule au limbe ».

L'existence possible de certaines zones de la lemme qui seraient homologues des ligules (ventrale et dorsale) de la feuille végétative impose que nous examinions de plus près ce qu'il en est réellement, les études ontogéniques des auteurs antérieurs se contredisant souvent mutuellement (cf. Tran Thi Tuyet-Hoa et G. Cusset, 1966*b*).

Les observations concernant un appareil ligulaire dans la lemme sont étonnamment rares. On ne peut guère mentionner qu'une remarque de Bourreil (1969) signalant dans *Aristida calycina* R. Br. « un bourrelet garni d'une rangée de cils très courts équivalent à la ligule des feuilles végétatives » dans la zone intermédiaire entre les subules et le corps lemmaire. Une structure analogue avait été remarquée par Duval-Jouve (1871) dans *Stipa juncea* L. où il signale « une ceinture de poils courts qui entoure comme une balustrade le plateau circulaire sur lequel repose l'arête ».

Les études ontogéniques, également, sont rares et souvent décevantes. Les premières d'entre elles eurent essentiellement pour but de déterminer sur quel axe de l'inflorescence naît la glumelle inférieure, et donc de permettre une interprétation de l'épillet graminéen. C'est le cas des études faites par Roeper (1844), Wydler (1844), Van Tieghem (1891) ou Velenovsky (1907).

Wigand (1854), cependant, donne une courte description de l'ontogénie de la lemme de *Bromus arvensis* L., précisant que dans la « *Spelze 1/6''' lang, die Spitze als die zukünftige Granne bereits deutlicher gegen die erstere abgesetzt* (*wird*) » que dans « *Spelze 1/8''' lang* ». Il considère donc que l'arête, subterminale dans cette espèce, provient du sommet de l'ébauche lemmaire.

W. A. Cannon (1900), pour la glumelle inférieure d'*Avena fatua* L., qui possède une arête dorsale, observe un stade où « *a narrow outgrowth appears near the base and on the inner surface of the lower glume* [lemme]. *This outgrowth... becomes longer and broader and forms the lamina of the mature lower glume, while the original rudiment persists as the awn* ».

Il y a donc accord complet entre les deux auteurs précédents, bien qu'ils aient étudié des exemples différents de lemme aristée. Par contre, Philipson (1935) décrit une ontogénie bien différente pour *Agrostis canina* L. En effet, sur la seule vue de coupes transversales, il estime que « *the rudiment of the awn appears on the back* [*of the lemma*] *near the apex* » comme « *a papilla* » originaire de la glumelle inférieure par « *division tangential to the floral axis... the two apices so formed continuing to develop on parallel courses, one as the awn, the other as the lamina* », ce qui lui permet de développer une hypothèse personnelle sur les homologies respectives de la feuille végétative et de la glumelle inférieure.

En résumé, nous sommes en présence de deux théories opposées : pour l'une, l'arête est le sommet primitif de l'ébauche de la lemme, sommet qui s'effile et se sclérifie, et le reste du sommet de la lemme (à l'état adulte) en est une excroissance ; pour l'autre, c'est l'arête qui est une proéminence issue dorsalement de l'ébauche de lemme, le reste du sommet se développant à partir de la zone distale primitive de l'ébauche.

On doit d'ailleurs reconnaître que les homologies de forme externe entre la lemme

et la feuille végétative ne sont généralement pas flagrantes. Seul le cas d'*Aciachne pulvinata* Benth., comme l'a déjà souligné Baillon (1892), permettrait de conclure que « l'arête est l'analogue du limbe, réduit à sa côte ».

Par contre, on rencontre, dans le cas des épillets prolifères, des glumelles inférieures modifiées à structure rappelant celle d'une feuille végétative, y compris son appareil ligulaire.

Dès 1845, von Mohl note, à propos de *Poa alpina* L. var. *vivipara* L., la présence d'un « *durchsichtiges Schüppchen* » qui, la plupart du temps, n'existe que dans la région moyenne et n'atteint pas les marges foliaires ; parfois, au contraire, cet auteur a observé l'absence de la région médiane de cette membrane qu'il homologue à la ligule de la feuille végétative.

Depuis von Mohl, de très nombreux auteurs ont signalé dans une quinzaine d'espèces de Graminées des cas de « viviparie », c'est-à-dire des structures intermédiaires entre lemme et feuille végétative. Malheureusement, ils ne précisent généralement pas quel aspect revêt l'appareil ligulaire de la glumelle modifiée.

En 1934, Philipson indique, dans *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B. et dans *Dactylis glomerata* L., la présence de petites membranes écailleuses dans la région médiane de la lemme modifiée. Notons que les diagrammes de sa figure 7 montrent, dans le cas de « *Deschampsia alpina* » [probablement un lapsus pour *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B.] que la membrane transparente est insérée assez nettement en dessous des sinus de la lemme modifiée. En 1935, le même auteur indique chez *Agrostis stolonifera* L. var. *maritima* Koch des lemmes transformées avec « *a very minute membranaceous scale on the ventral surface* ».

En 1965, Guédès décrit « au cours de la transformation en feuille d'une glumelle... des pièces très allongées qui possèdent ou non vers le milieu un rudiment d'écaille médiane de la ligule, et qui passent à la morphologie foliaire avec tous les intermédiaires ». Dans *Poa bulbosa* L., il note, de plus, la possibilité de l'existence de « deux ou trois écailles séparées », et insiste sur la possibilité de l' « union » de la lamelle médiane avec la marge membraneuse de la lemme transformée. En 1969, le même auteur décrit des modifications analogues dans la glumelle inférieure transformée d'*Agrostis stolonifera* L. Dans cette espèce, il faut noter la présence de petits faisceaux irriguant la région marginale de la ligule. Ces faisceaux peuvent rejoindre le faisceau le plus marginal de la gaine qui passe dans le limbe (et non le faisceau le plus marginal de la gaine qui ne passe pas dans le limbe), ou se terminent vers le bas par une extrémité libre.

II. OBSERVATIONS PERSONNELLES

L'examen des lemmes nous en fait distinguer deux sortes : lemmes dites « ensiformes »[1] et lemmes non « ensiformes ». Nous parlerons également de quelques structures tératologiques concernant les lemmes modifiées en feuilles végétatives.

1. Le qualificatif « ensiforme » désigne une structure anatomique unifaciale comme celle de certaines Liliacées, Iridacées, etc.

A. — Lemmes « ensiformes »

Les glumelles inférieures de quelques espèces tropicales, appartenant toutes à la tribu des Paniceae, nous ont montré une structure que nous ne pensons pas avoir été signalée antérieurement. Le sommet véritable de la lemme est recourbé du côté ventral, alors que le point apparemment sommital est, en réalité, subapical et dorsal du point de vue morphogénétique. Cette dernière zone, notamment dans le genre *Urochloa*, peut prendre un assez grand développement, édifiant ainsi une sorte d'arête comprimée transversalement. Cette structure évoque fortement les feuilles ensiformes que l'on rencontre dans plusieurs taxons de Monocotylédones. Il reste à savoir si cette analogie d'aspect recouvre des homologies véritables.

Examinons par exemple le développement de la lemme de *Paspalum dilatatum* Poir.

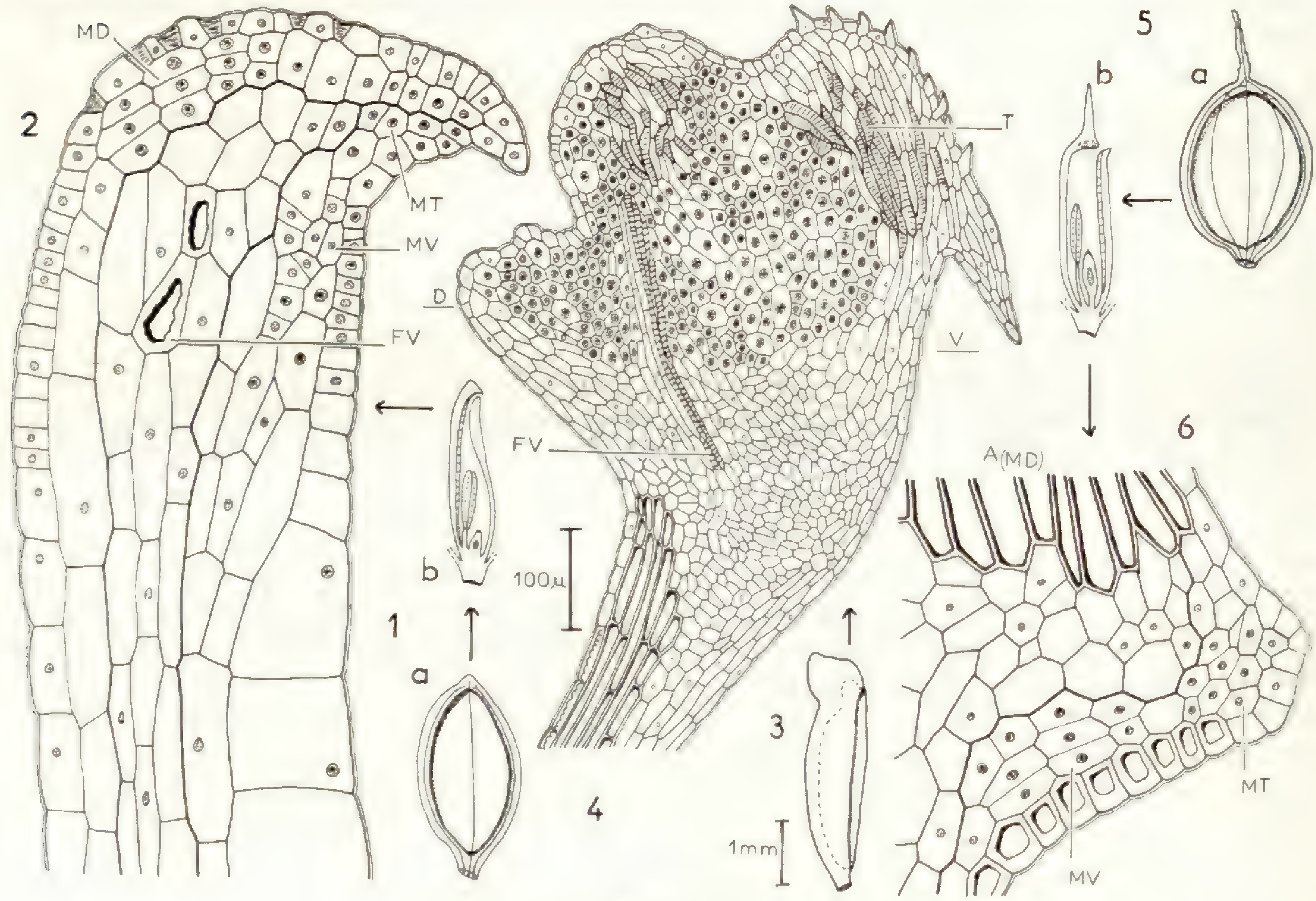


Fig. 1-6.

1-2. — *Paspalum dilatatum* Poir. 1, face adaxiale (a) et schéma de la coupe sagittale d'une fleur fertile (b) ; 2, coupe sagittale du sommet d'une lemme âgée.

3-4. — *Acroceras zizanioides* Dandy. 3, vue latérale de la lemme âgée d'une fleur fertile ; 4, coupe sagittale de cette lemme.

5-6. — *Urochloa trichopus* Stapf. 5, face adaxiale (a) et schéma de la coupe sagittale du sommet d'une lemme âgée (b) ; 6, détail de la coupe sagittale au-dessous de cette lemme.

A : arête (issue du fonctionnement du méristème dorsal) ; D : côté dorsal ; FV : faisceau vasculaire médian de la lemme ; MD : méristème dorsal ; MT : méristème terminal (médian) ; MV : méristème ventral ; T : trachéides ; V : côté ventral.

(fig. 1-2). Pendant un stade assez long, cette ébauche suit un processus ontogénique banal : il s'édifie simplement, à partir d'un bourrelet initial, une lame membraneuse dont la base embrasse la rachéole de l'épillet. Mais quand elle atteint une hauteur d'environ 1,5 mm, sa région médio-ventrale subapicale est affectée par des recloisonnements périclinaux qui en dédoublent l'assise sous-épidermique. Un peu après, du côté dorsal et au même niveau, les cellules sous-épidermiques, remarquables par leur grande taille, se divisent elles aussi périclinalement. Dans ces deux zones, il se forme par des divisions successives deux petits massifs méristématiques subterminaux, qui s'étendront quelque peu latéralement. Dans un stade tardif, l'épiderme ventral sus-jacent de cette zone se recloisonnera anticlinalement. *Brachiaria fulva* Stapf nous montre des processus entièrement comparables.

Les premiers stades du développement de la lemme d'*Acroceras zizanioides* Dandy (fig. 3-4) sont très proches de ce que nous venons de voir, mais sa différenciation morphogénétique se poursuit plus longuement. Du côté ventral, les recloisonnements sous-épidermiques s'étendent assez largement de façon centrifuge, la prolifération de cette zone entraînant l'apparition de deux boursouflures allongées, « insérées » obliquement. Par la suite, un amas de trachéides prend naissance à partir des cellules les plus internes de la partie médiane de cette zone recloisonnée. Il ne nous a pas semblé que ces trachéides se mettent en relation avec la nervation de la lemme, du type habituel.

Du côté dorsal, on assiste également à un grand développement, plus tardif que le précédent, de la zone subdistale recloisonnée. Cependant, son épiderme n'offre rien de particulier, à part quelques recloisonnements anticlinaux, alors que les cellules épidermiques de son homologue ventral manifestent une alternance régulière de cellules courtes et de cellules longues.

Dans *Urochloa trichopus* Stapf (fig. 5-6), on observe également la présence simultanée de ces trois zones méristématiques, mais leur importance relative n'est pas la même que dans les cas précédents. Dans *Paspalum dilatatum* Poir., comme dans *Acroceras zizanioides* Dandy, la zone méristématique médiane correspondant à l'ébauche primitive prédomine. Dans notre *Urochloa*, c'est le méristème dorsal qui va acquérir la prépondérance. Par son développement important, il constitue un appendice allongé, apparemment inséré subdistalement, du côté dorsal. Le méristème médian, quant à lui, après avoir édifié le corps de la lemme, perd son pouvoir de multiplication, bien que physionomiquement ses cellules aient encore un aspect méristématique. Le troisième méristème ventral a un fonctionnement limité et ne se manifeste guère que par un dédoublement localisé de l'assise sous-épidermique. Il faut cependant noter que ses cellules, comme celles issues du méristème dorsal, et formant « l'arête », se sclérifient, alors que le tissu provenant de la zone méristématique médiane reste cellulosique.

Cette structure est donc plus compliquée que ce que l'on a l'habitude de décrire dans les Paniceae, où les auteurs considèrent la lemme comme formée par une écaille de constitution très simple. Le problème est, bien entendu, de savoir quelle valeur il convient d'attribuer aux deux méristèmes, ventral et dorsal, dont nous avons signalé l'existence. Pour l'instant, nous ne pouvons qu'attirer l'attention sur certaines similitudes qu'ils présentent avec les zones ligulaires de la feuille végétative : initiation médiane à partir de l'assise sous-épidermique et extension centrifuge, modifications épidermiques à leur niveau, apparition tardive au cours de l'ontogenèse, etc. (cf. Tran et Cusset, 1966*c* ; Tran, 1968*a* ; Cusset et Tran, 1969 ; Tran, 1971).

L'examen, auquel nous allons procéder, des lemmes de types plus habituels, va peut-être nous permettre de préciser la signification morphologique de ces zones méristématiques, par comparaison avec celles que nous pourrions rencontrer dans d'autres glumelles inférieures.

B. — Lemmes non « ensiformes »

Dans l'examen des lemmes non « ensiformes », il nous a paru normal avant d'examiner les lemmes des autres tribus d'étudier au début les « glumelles inférieures » des Bambusoideae, tribu la plus primitive chez les Graminées, et celle où les structures ligulaires diverses sont les plus développées dans la feuille végétative (ligules ventrale et dorsale membraneuses, développées et plus ou moins vascularisées, appendices latéraux).

1. **Lemmes des Bambusoideae**

La première difficulté à résoudre quand on veut étudier la lemme des Bambusoideae est de savoir quelle pièce inflorescentielle est la glumelle inférieure. En effet, contrairement à l'opinion courante, l' « épillet » des Bambous n'a que de lointains rapports de constitution avec ce que l'on nomme ainsi dans les autres Graminées, à tel point que les spécialistes de cette tribu parlent actuellement de « pseudo-épillet ».

Comme McClure (1934 et 1966) l'a bien mis en évidence, les inflorescences des Bambous peuvent être regroupées en deux grandes catégories. Dans la première, la « *determinate inflorescence* », chaque ramification est terminée par un épillet du type gramineen habituel et il n'y existe aucun bourgeon végétatif latéral. Dans la seconde, l' « *indeterminate inflorescence* », chaque axe florifère se termine par un épillet mais sa partie basale est munie de bractées axillant des bourgeons végétatifs, généralement dormants mais qui peuvent, après la fructification, se développer en assurant la survie de la plante. Autrement dit, cette inflorescence, que l'on rencontre dans les Bambous les plus primitifs, réunit en dessous d'une inflorescence principale, un certain nombre de paraclades, végétatives à leur base, inflorescentielles à leur sommet.

Chez quelques Bambusoideae présentant ce dernier type inflorescentiel [la plupart des *Phyllostachys* et *Bambusa multiplex* (Loureiro) Raeuschel], les pièces axillantes présentent un aspect analogue à celui des feuilles végétatives, quelle que soit leur position au sein de l'inflorescence, mais avec un gradient au long de chaque inflorescence partielle, la partie laminaire des pièces basales étant beaucoup plus développée que celle des pièces distales.

Nous avons pu étudier une inflorescence de *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc. [1] Le pseudo-épillet (fig. 7) est axillé par une bractée bien développée (ce fait est relativement exceptionnel chez les Graminées et ne se rencontre guère de façon habituelle que chez *Anomochloa marantoidea* Brongn.), et porte à sa base une préfeuille bicarénée, elle aussi importante. En montant le long de l'axe du pseudo-épillet, on rencontre d'abord quatre pièces foliacées axillant des bourgeons végétatifs, puis trois autres pièces, elles aussi pour-

1. Échantillons vivants des serres du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

vues d'un limbe, axillant, la basale une paraclade, les deux autres une coflorescence ; au-dessus trois autres pièces, d'aspect semblable à celui des glumes habituelles, axillent des épillets de type normal.

Il nous a semblé qu'il n'est pas possible de ne pas homologuer avec les glumelles inférieures des autres tribus gramínéennes les pièces portées par l'inflorescence principale (« *Hauptfloreszenz* » au sens de Troll) ou par des inflorescences secondaires (« *Coflores-zenzen* »), qui axillent un axe porteur d'une écaille bicarénée adossée, puis de trois lodicules, de trois étamines et d'un ovaire, cet ensemble correspondant de façon exacte à la définition d'une fleur graminéenne.

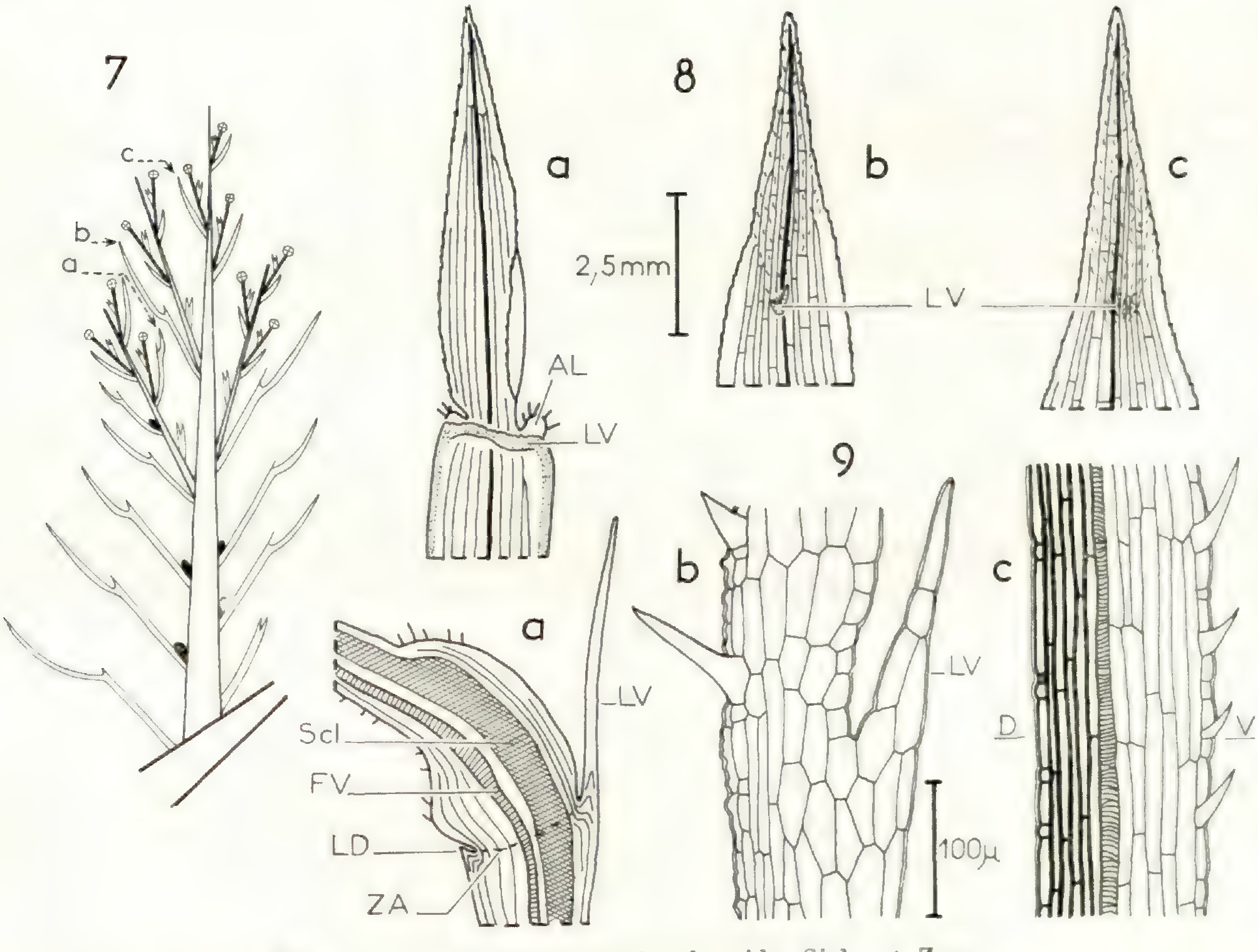


Fig. 7-9. — ***Phyllostachys bambusoides*** Sieb. et Zucc.

7, schéma d'un pseudo-épillet (explications dans le texte) ; 8 : a, face adaxiale d'une lemme âgée à la base d'une coflorescence possédant des appendices latéraux développés ; b lemme distale d'une coflorescence, la ligule ventrale y apparaît comme une petite écaille médiane ; c lemme sommitale de l'inflorescence principale, la région pilifère de son sommet (« limbe ») se termine en pointe à la limite d'une ligule ventrale non apparente ; 9, coupes sagittales de ces trois lemmes, détail des régions ligulaires.

AL : appendices latéraux ; D : côté dorsal, FV : faisceau vasculaire médian ; LD : ligule dorsale ; LV : ligule ventrale ; Scl : sclérenchyme ; V : côté ventral ; ZA : zone d'abscission.

Nous avons donc étudié deux lemmes, l'une basale, l'autre distale, d'une coflorescence et la lemme sommitale de l'inflorescence principale d'un pseudo-épillet de *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc.

La première de ces glumelles inférieures (fig. 8a) a une forme très comparable à celle d'une feuille végétative. On remarque notamment, dans sa région médiane, la présence d'une ligule ventrale membraneuse, et, à la base d'un limbe bien développé, des appendices latéraux vascularisés analogues à ceux de la feuille végétative (Cusset et Tran, 1966*c*). L'autre glumelle inférieure (fig. 8b) de la même coflorescence ne montre pas de véritable limbe ni d'appendices latéraux. On note cependant que seule sa région distale, au-dessus d'un étranglement souligné par une inflexion des faisceaux marginaux, est chlorophyllienne. Au niveau de cette constriction, il existe une ligule membraneuse apparaissant simplement comme une petite écaille médiane. La troisième lemme (fig. 8c), enfin, ne manifeste extérieurement aucune différenciation morphologique nette, sauf à son quart supérieur une légère sinuosité des deux nervures marginales.

Nous avons donc entrepris une étude anatomique comparative de lemmes situées à ces trois emplacements.

En coupe sagittale, la première de ces trois glumelles inférieures nous montre qu'en réalité elle possède aussi une ligule dorsale de faible dimension et peu visible extérieurement bien qu'elle soit membraneuse (fig. 9a). Son développement nous a semblé très voisin de celui que nous avons décrit pour la ligule dorsale de la feuille végétative de la même espèce (Tran, 1968*b*). Notamment, seules les deux assises immédiatement en dessous de l'épiderme subissent des recloisonnements, et les divisions de l'épiderme ont peu d'importance du point de vue morphogénétique et n'interviennent pratiquement pas dans l'édification de la saillie ligulaire dorsale. Par contre, un phénomène comparable à celui que nous avons mis en évidence dans *Calamagrostis argentea* DC. (rappelons qu'il est dû à un développement relativement tardif de l'appareil ligulaire dorsal au cours du développement de la feuille, cf. Tran, 1971) affecte l'ensemble ligulaire dorsal. C'est ainsi que l'on peut distinguer trois zones superposées. La région supérieure, où le soubassement prend une grande extension, correspond à un bourrelet à l'extrême base du limbe ; la partie inférieure est sous-jacente à la saillie ligulaire ; entre les deux, on observe une constriction. Cette dernière correspond au niveau où s'établira secondairement une zone d'abscission, absente dans la feuille végétative, et qui provoquera la chute de la région terminale de la lemme. L'existence de ces niveaux successifs nous permettra lorsque nous étudierons certaines autres lemmes de reconnaître des homologies structurelles.

Du côté ventral, la ligule que nous avons observée en morphologie externe a une constitution banale ; elle est d'origine mixte, épidermique et sous-épidermique, conformément à ce que nous avons vu pour la feuille végétative des Bambous (Tran, 1968*b*). Comme du côté dorsal, la région ligulaire, au-dessus de la saillie, forme un bourrelet à la base du limbe de la glumelle inférieure. Quelques poils lignifiés se développent à partir de cellules courtes alternant régulièrement avec des cellules longues non recloisonnées.

Les structures ligulaires présentées par la seconde lemme sont plus restreintes (fig. 9b). Du côté ventral, la petite membrane dont nous avons noté l'existence est d'origine mixte, elle aussi, épidermique et sous-épidermique ; elle surmonte un soubassement ligulaire peu développé mais où l'on observe clairement des recloisonnements péricliniaux de l'assise sous-épidermique. Au même niveau et du côté dorsal, une certaine zone où le sous-épiderme est dédoublé et surmonté de cellules épidermiques recloisonnées anticlinalement correspond à l'appareil ligulaire dorsal bien développé que possédait la lemme précédente. L'existence de ces structures, jointe aux particularités morphologiques dont nous avons parlé,

permet de reconnaître au tiers supérieur de cette lemme une valeur laminaire, et à sa partie inférieure la valeur d'une gaine.

Dans la lemme la plus distale de cette inflorescence, enfin, les structures ligulaires sont à peine reconnaissables (fig. 9c), et, si l'on ne disposait pas de tous les intermédiaires, il serait osé d'affirmer avec certitude leur existence. En effet, seule la ligule ventrale est reconnaissable à un dédoublement très localisé de l'assise sous-épidermique et à la différenciation en aiguillons lignifiés, silicifiés à leur sommet, des cellules courtes de l'épiderme sus-jacent. Du côté dorsal, rien ne permet d'assurer la présence d'un appareil ligulaire.

Le pseudo-épillet de *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc. est donc plein d'enseignements en ce qui concerne la réduction progressive des appareils ligulaires lorsque l'on passe de la feuille végétative à la lemme axillant l'épillet le plus haut placé sur l'inflorescence. On assiste de façon très graduée à la disparition des appendices latéraux de la base du limbe, puis à la réduction en largeur d'abord, en hauteur ensuite, des saillies ligulaires, les soubassements ne perdant qu'en dernier lieu de leur importance. Par ailleurs, l'appareil ligulaire ventral régresse moins vite que son homologue dorsal. Enfin, d'après ce que nous venons de voir, il nous est possible d'affirmer que la lemme la plus distale, simple écaille en apparence, est en réalité l'homologue d'une feuille végétative complète. Nous aurons à revenir sur ce point.

La rareté des inflorescences de Bambusoideae ne nous a pas permis l'étude anatomique de pseudo-épillets d'autres espèces. D'après une étude morphologique faite sur les échantillons de l'herbier du Muséum de Paris, nous pensons cependant pouvoir affirmer que la grande majorité des *Phyllostachys* montre des phénomènes tout à fait comparables — à l'exception, semble-t-il, de *Phyllostachys nidularia* Munro, et de *P. heteroclada* Oliv., espèces dont les inflorescences sont extrêmement contractées en pseudo-capitules et certainement plus évoluées que dans les autres espèces du même genre.

2. **Autres lemmes non « ensiformes »**

Les Bambusoideae mises à part, il existe quelques Graminées dont la lemme présente des structures ligulaires visibles en morphologie externe.

Une ligule ventrale membraneuse est particulièrement apparente un peu en dessous des sinus séparant les arêtes d'*Echinaria capitata* Desf. (fig. 10). Souvent fimbriée à sa marge supérieure, elle se poursuit par des décurrences ligulaires dont la base s'arrête vers le cinquième inférieur du corps de la lemme. Du côté dorsal, aucune structure ligulaire n'est visible extérieurement.

Nous avons pu suivre en coupe sagittale l'ontogénie de cette ligule ventrale (fig. 11). Elle se manifeste d'abord par des recloisonnements, périclines puis anticlines, de l'assise sous-épidermique, mais ces divisions, bien qu'elles s'étendent latéralement, ne constituent jamais un soubassement important. Par contre, des divisions, d'abord anticlines puis périclines et obliques, de l'assise épidermique édifient assez rapidement une saillie ligulaire nette. Au fur et à mesure que le corps de la lemme s'allonge, les vagues mitotiques centrifuges sont reprises par la zone de croissance intercalaire et il se forme des décurrences ligulaires, selon un processus analogue à celui que nous avons cité à plusieurs reprises pour la feuille végétative (voir notamment Cusset et Tran, 1969).

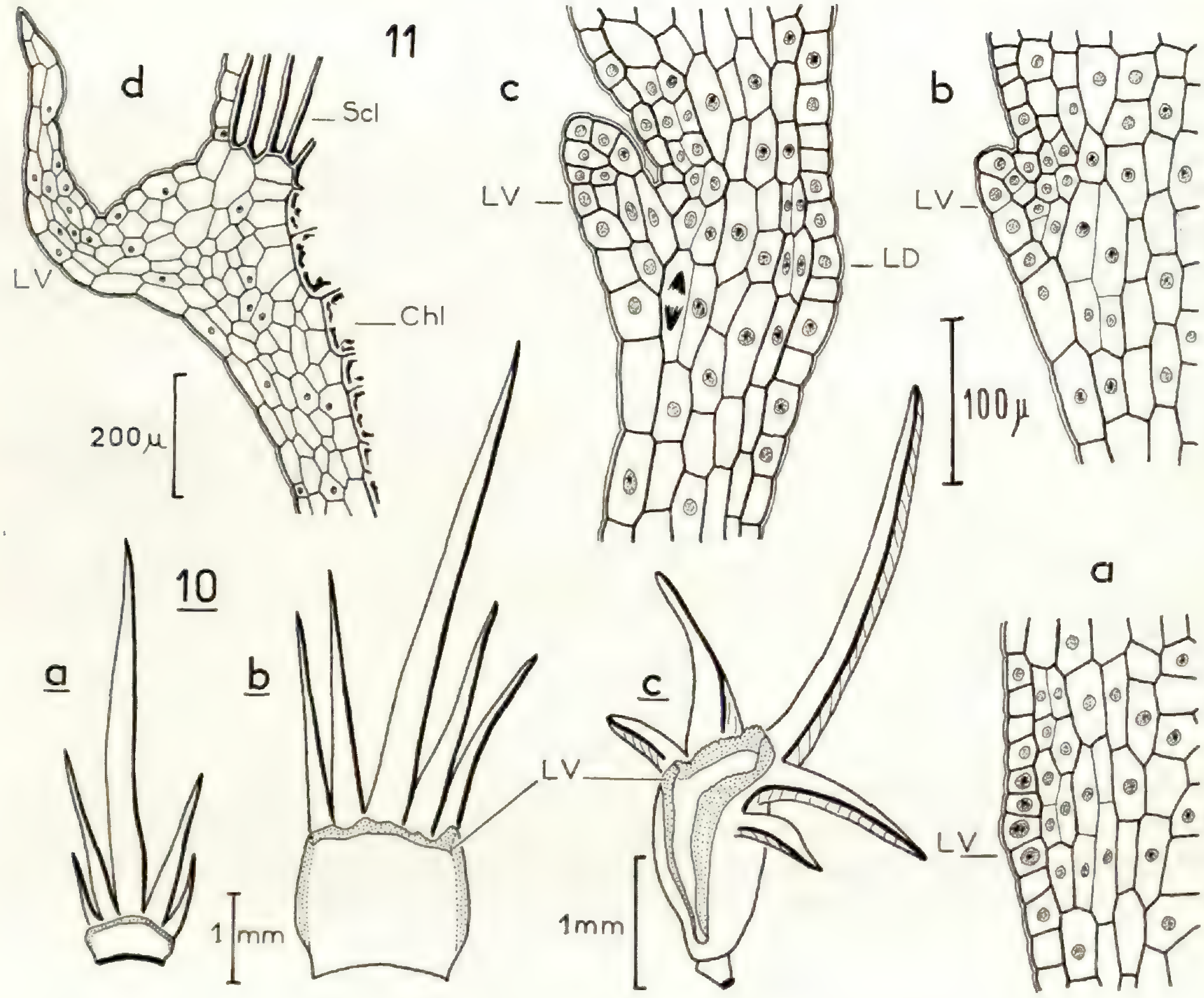


Fig. 10-11. — Lemme d'*Echinaria capitata* Desf.
10, stades successifs du développement morphologique de la ligule ventrale membraneuse de la lemme; 11, stades successifs de l'ontogenèse anatomique de cette ligule (coupes sagittales). La ligule dorsale non apparente de la lemme est limitée à son soubassement (c).
Chl : chlorenchyme ; LD : ligule dorsale ; LV : ligule ventrale ; Scl : sclérenchyme.

La région dorsale située au même niveau nous a montré, dans les premiers stades du développement de la lemme, un soubassement ligulaire résultant du dédoublement de l'assise sous-épidermique. Quand les subules commencent à s'accroître en épaisseur, il en résulte une certaine désorganisation de ce soubassement dont les alignements cellulaires perdent de leur netteté. Par contre, dans les sinus intersubulaires, il existe un très léger bombement révélant en morphologie externe la présence d'un appareil ligulaire dorsal. Remarquons que cette « fragmentation » de l'ensemble ligulaire rappelle ce que nous avons vu dans la feuille végétative de *Sieglingia decumbens* (L.) Bernh. (Tran, 1971).

Quelques espèces du genre *Stipa* dont les lemmes, comme celle d'*Echinaria capitata*, ont des arêtes terminales, présentent également un appareil ligulaire membraneux, visible de l'extérieur, mais on l'observe du côté dorsal de la lemme. Nous avons pu l'étudier dans *Stipa intricata* Godr. (fig. 12) et *S. setigera* Presl.

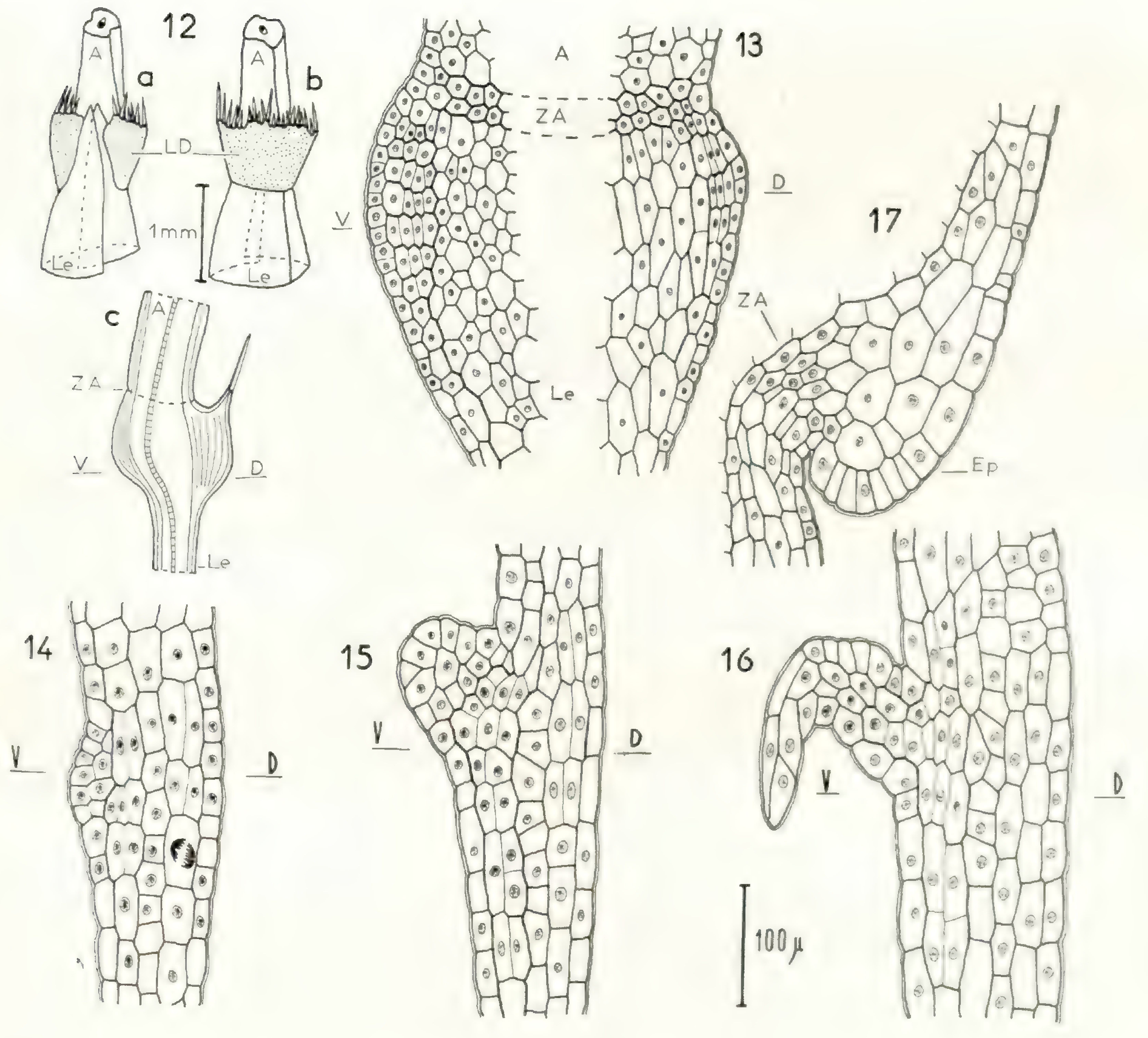


Fig. 12-17.

12. — Lemme âgée de *Stipa intricata* Godr., ligule dorsale vue des faces adaxiale (a) et abaxiale (b) de la lemme et schéma d'une coupe sagittale (c) de la lemme. (Le sommet de la lemme, au-dessous de la zone de désarticulation de l'arête, présente deux renflements résultant de nombreux dédoublements de l'assise sous-épidermique. Ils constituent les soubassements ligulaires ventral et dorsal, celui du côté dorsal nettement développé est surmonté d'un grand trichome.)

13. — Coupe sagittale d'une lemme jeune de *Stipa capillata* L., détail des régions ligulaires.

14-17. — Coupes sagittales de lemmes de *Bromus grossus* Desf. var. *eburonensis* Tournay. 14-16, stades successifs de l'ontogenèse des ligules ventrale et dorsale (la ligule ventrale est membraneuse et la dorsale reste à l'état de soubassement) ; 17, coupe d'un éperon assez jeune (extrême base de la face abaxiale de la lemme).

A : arête ; D : côté dorsal (face abaxiale) ; Ep : éperon ; LD : ligule dorsale ; Le : lemme ; V : côté ventral (face adaxiale) ; ZA : zone d'articulation de la fleur.

Des coupes sagittales d'une lemme adulte montrent un renflement assez net, juste en dessous de la zone de désarticulation de l'arête. Du côté dorsal, des dédoublements répétés de l'assise sous-épidermique, et quelques recloisonnements périclinaux de l'épiderme, constituent une saillie ligulaire surmontant un important soubassement. Une rangée de trichomes lignifiés de forte taille couronne cette saillie.

Mais — ce que l'examen externe ne laissait pas prévoir — il existe également un soubassement ligulaire ventral, résultat de divisions sous-épidermiques. Il constitue le renflement adaxial de la base de l'arête, caractéristique de ces plantes.

Quelques autres *Stipa*, bien que ne possédant pas de structures ligulaires aisément remarquables sur leur lemme, en sont cependant pourvus. Ces espèces, dont la glumelle inférieure porte une arête terminale caduque, sont munies, en dessous de la zone de désarticulation de cette arête, d'une sorte de coussinet de taille souvent importante. L'étude anatomique de cet organe montre qu'il correspond en réalité à deux zones distinctes de recloisonnements, l'une ventrale et l'autre dorsale. Dans ces deux cas, apparaît un dédoublement de l'assise sous-épidermique qui s'étend de façon centrifuge, édifiant un ensemble semi-circulaire de cellules recloisonnées. Nous avons figuré cet aspect pour *Stipa capillata* L. (fig. 13).

L'homologation de ces deux ensembles cellulaires avec les structures observées dans *Stipa intricata* Godr. ne semble pas faire de doute. On doit tenir pour certain qu'il s'agit de soubassements, dorsal et ventral, d'appareils ligulaires dont les saillies ne se développent pas. Dans le cas de *Stipa intricata* Godr., par conséquent, comme dans celui de *S. capillata* L., l'arête terminale de la lemme est indubitablement l'homologue du limbe de la feuille végétative, et le corps de la lemme correspond à la gaine ; leur limite est bien marquée par l'existence de formations ligulaires.

Une structure un peu plus compliquée nous est montrée par la petite tribu des Pappophoreae. Nous avons donné précédemment des études morphologique (Tran et Cusset, 1966*a*) et anatomique (Tran, 1970) sur les lemmes de quelques *Pappophorum*. Rappelons par exemple, et par comparaison avec les cas précédents, que chez P. *avenaceum* Lindl. in Hitchc., on est en présence de deux ensembles ligulaires : l'un ventral, membraneux, avec une saillie importante, l'autre dorsal, réduit à son soubassement.

L'existence de ces ensembles ligulaires nous permet, là encore, de déterminer les homologies entre la lemme et la feuille végétative. La partie basale de la glumelle inférieure, en dessous de la zone ligulaire, équivaut à la gaine de la feuille végétative, et le reste de la lemme au limbe. On remarque immédiatement que la région à valeur laminaire de la lemme est beaucoup plus complexe que dans les cas précédents ; elle comprend en effet une partie non négligeable, au-dessus de la zone à valeur ligulaire, du corps de la lemme et l'ensemble des subules qui la surmontent.

Les *Pappophorum* nous fournissent donc un exemple de feuille, inflorescentielle il est vrai, où la partie supérieure du limbe est « divisée » en éléments séparés.

Une structure assez voisine va nous être fournie par *Bromus grossus* Desf. var. *eburonensis* Tournay (*B. arduennensis*), dont la lemme possède, au-dessus d'une membrane ventrale en croissant, trois subules terminales. On y remarque de plus, ce qui n'existait pas dans le cas des Pappophoreae, à l'extrême base de la face abaxiale, une protubérance que nous nommerons « éperon ».

Quand on suit l'ontogénie de la lemme de cette espèce (fig. 14 à 16), on note, après

un stade où l'ébauche se développe comme une simple lame, un allongement, tout d'un coup rapide, de son extrémité terminale. C'est elle qui fournira les arêtes de la lemme adulte. Sensiblement à cet instant apparaissent, du côté abaxial et du côté adaxial, un peu en dessous de cette zone d'intense élongation, des dédoublements médians des assises sous-épidermiques. Du côté dorsal, ces recloisonnements resteront limités, et n'édifieront qu'un massif assez restreint, ne se traduisant pas en morphologie externe, encore que l'épiderme sus-jacent subisse quelques divisions anticlinales.

Du côté ventral, par contre, il se produira aussi un dédoublement de l'assise épidermique qui proliférera assez rapidement, constituant, conjointement avec des cellules issues des recloisonnements sous-épidermiques, une saillie ligulaire. Mais le trait le plus original de cette lemme est la présence d'un éperon basal (fig. 17). Ontogéniquement, il provient essentiellement de recloisonnements de l'assise sous-épidermique abaxiale et d'une ou deux assises sous-jacentes. Simultanément, les cellules épidermiques qui le revêtent se divisent anticlinalement et adoptent une allure palissadique.

L'interprétation morphologique de ces structures est, là encore, éclairée par les cas précédents. Les appareils ligulaires, dorsal et ventral, ont la même structure que dans les Pappophoreae. S'y surajoute la présence d'un éperon, extension basale de la face abaxiale du territoire à valeur vaginale de la lemme. Nous n'avons pas observé d'équivalent de cette formation dans la feuille végétative graminéenne.

Elle existe cependant dans la lemme de quelques autres Graminées. Par exemple, nous décrirons, dans le genre *Festuca*, celle de *F. Mairei* Saint-Yves dont nous avons pu suivre l'ontogénie de la glumelle inférieure.

En ce qui concerne la formation et le développement de la glumelle inférieure, les stades que nous avons observés sont tout à fait comparables à ce que nous avons vu précédemment pour les *Stipa* dont les appareils ligulaires n'existaient qu'à l'état de soubassement. La seule différence notable réside dans le faible développement que prend la partie laminaire de la glumelle inférieure, qui ne fournit qu'une arête de faible dimension.

Elle s'en distingue par contre par l'apparition, alors que la lemme mesure environ 250 μ, d'un dédoublement de l'assise sous-épidermique dorsale à son extrême base. Dans cette zone recloisonnée, la région inférieure et la région supérieure vont se comporter différemment. Très tôt, des divisions périclines affectent les cellules, issues des recloisonnements précédents, de la région inférieure ; leur succéderont des mitoses obliques aboutissant à la création d'un massif où les cellules restent de faible dimension, ce qui entraîne, dans la lemme adulte, une position en retrait par rapport à la région supérieure dont les cellules, après s'être activement multipliées à partir des mitoses périclines, acquièrent de grandes dimensions et provoquent la formation d'un bourrelet notable, l'éperon. C'est au niveau de la région inférieure que se produira ultérieurement la désarticulation de l'épillet.

On sait que le mode de caducité de l'épillet est le critère systématique fondamental qui a permis la subdivision des Graminées en Panicoideae et en Pooideae. Le type de désarticulation des Pooideae semble résulter, d'après les sondages que nous avons faits, de l'apparition d'une zone à petites cellules, analogue à celle que nous venons de décrire dans *Festuca*. Nous ne pouvons cependant insister dans ce travail sur ces faits dont l'intérêt biologique est évident car ils déterminent la constitution des diaspores.

Jusqu'à présent, nous avons décrit des lemmes à arêtes terminales dont les appareils ligulaires sont soulignés par une saillie membraneuse ou n'existent qu'à l'état de soubasse-

ment. Il existe cependant quelques plantes dont l'élément ligulaire, visible en morphologie externe, consiste en un alignement de trichomes. Nous avons récemment (TRAN, 1970) décrit une ligule ventrale, constituée par un soubassement d'origine sous-épidermique surmonté de modification en trichomes des cellules courtes de l'épiderme sus-jacent, dans *Triticum aestivum* L. et certains *Aegilops* dont la lemme est terminée par une arête unique (*A. ventricosa* Tausch.) ou par trois arêtes (*A. crassa* Boiss.). Chez ces *Aegilops*, il existe, un peu au-dessous de la base de l'arête unique ou médiane, deux appareils ligulaires, ventral et dorsal.

L'appareil ligulaire dorsal apparaît relativement tard au cours de l'ontogénie, et son développement reste limité. Dans une lemme âgée, on n'observe guère sa présence que par quelques recloisonnements périclines de l'assise sous-épidermique, vis-à-vis de l'appareil ligulaire ventral. Ce dernier est beaucoup plus important, tirant son origine de trois ou quatre dédoublements successifs de l'assise sous-épidermique, affecté ensuite par des recloisonnements périclines (TRAN, 1970, fig. 8 et 9). Ces appareils ligulaires ventraux ont donc une constitution tout à fait analogue à celle que nous avons rencontrée dans la feuille végétative des *Echinochloa* (TRAN, 1968).

Les glumelles inférieures dont nous avons parlé jusqu'à présent se terminent toutes par une ou plusieurs arêtes, qui, avec la partie supérieure du corps de la lemme, sont homologues du limbe de la feuille végétative. Il nous reste à voir ce qui se passe dans le cas de lemmes à arête dorsale, ou mutiques.

L'exemple le plus classique de lemme à arête dorsale est celui des Avoines ; ainsi avons-nous étudié *Avena fatua* L. (fig. 18). Jusqu'à ce qu'elle atteigne une longueur totale d'environ 0,1 mm, l'ébauche de lemme a une forme d'abord semi-circulaire puis ovale. Ce n'est guère qu'au stade de 0,15 mm, qu'apparaît une certaine différenciation. Le sommet de cette ébauche se caractérise essentiellement par une élongation dans le sens du grand axe de l'ébauche, alors que sa partie inférieure s'étend surtout transversalement. Il se forme ainsi deux zones, l'une supérieure en triangle étroit, et l'autre inférieure, ovale, séparées par une inflexion des marges.

C'est au stade de 0,2 mm que se manifestent les premières divisions qui mettent en place les appareils ligulaires de cette lemme. Ainsi que CANNON (1900) l'a fort justement observé, un ensemble ligulaire ventral se développe à la base de la face ventrale de la région supérieure de la lemme. En coupe sagittale, nous avons noté que cette initiation résulte d'abord d'un dédoublement périclinal d'une zone assez restreinte de l'assise sous-épidermique, mais surtout des recloisonnements d'un ensemble de trois ou quatre cellules épidermiques superposées.

La plus supérieure de ces cellules se divise d'abord périclinalement, tandis que les deux inférieures subissent des mitoses obliques. Les cellules-filles de ces recloisonnements vont donc constituer assez rapidement un bourrelet, redressé vers le haut de l'ébauche dès son plus jeune âge. Par la suite, le soubassement ligulaire ne prendra guère d'extension perpendiculairement au grand axe de la lemme, mais il proliférera sur ses deux marges. Par contre, le tissu de nature épidermique subit de très nombreux recloisonnements et constitue rapidement une membrane bien nette.

Tandis que se développent ces phénomènes, une zone de croissance intercalaire intéresse la base de la partie supérieure de la lemme, juste au-dessus de l'appareil ligulaire ventral et d'un ensemble ligulaire dorsal, limité à son soubassement et qui restera toujours

discret. Cette première zone de croissance intercalaire entraîne par son fonctionnement un allongement rapide de la partie supérieure de la jeune lemme. L'arête en résultera.

Simultanément, une seconde zone de croissance intercalaire affecte le sommet de la région inférieure de cette ébauche. Par un phénomène tout à fait analogue à celui dont nous avons plusieurs fois noté l'existence dans la feuille végétative graminéenne, les divisions, qui se relaient de façon centrifuge, de l'appareil ligulaire ventral atteignent les marges de la lemme juste avant que cette deuxième zone de croissance intercalaire ne commence son fonctionnement. Il en résulte une reprise de ce tissu d'origine ligulaire par les recloisonnements orientés perpendiculairement au grand axe de la lemme, et donc la formation de fausses marges ligulaires.

Cette ontogénie se déroule alors que la longueur totale de la lemme est de l'ordre de 3 mm, mais sa région basale n'a encore atteint que 0,5 mm, l'arête précédant le corps de la lemme, comme le limbe précède la gaine, dans le cours de son développement. C'est alors que va intervenir un processus de croissance qui assurera à la jeune lemme l'acquisition de sa forme définitive. Les marges supérieures de la région basale, bordées par du tissu

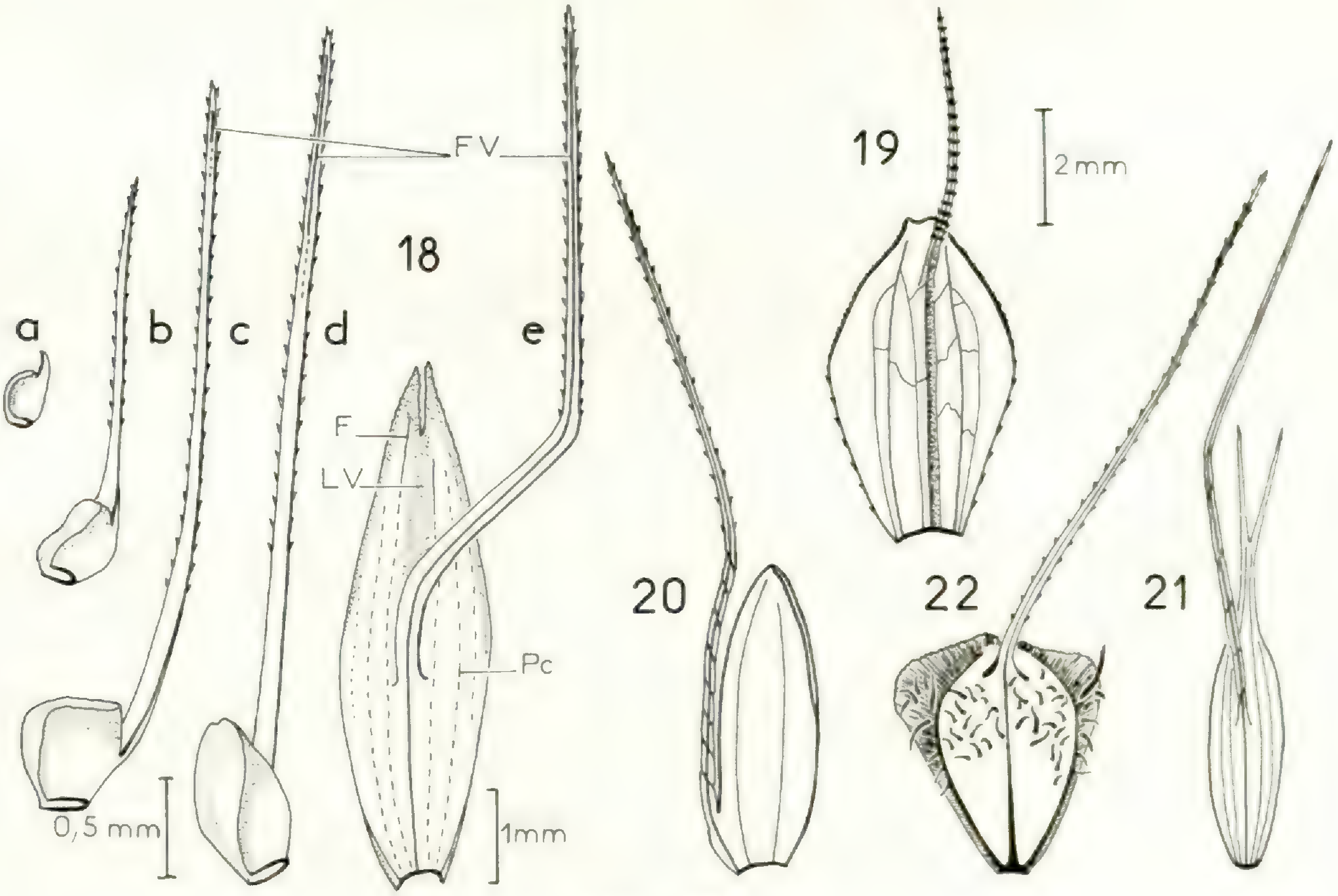


FIG. 18-22.

18. — Lemmes d'*Avena fatua* L., stades successifs du développement morphologique de la lemme (à arête dorsale, voir explications dans le texte).

19-22. — Différents types de lemmes âgées à arête dorsale. 19, *Bromus arvensis* L. ; 20, *Alopecurus myosuroides* Huds. ; 21, *Lagurus ovatus* L. ; 22, *Tetrapogon spathaceus* Hack.

F : faisceaux vasculaires de la lemme ; FV : faisceau vasculaire médian se différenciant à partir d'un point nodal situé au sommet de l'arête ; LV : ligule ventrale ; Pc : procambium.

ligulaire, qui jusque là avaient sensiblement un tracé rectiligne, perpendiculaire à l'arête, sont affectées par des mitoses obliques qui les soulèvent parallèlement à cette arête, déterminant ainsi la formation d'oreillettes de gaine. La saillie ligulaire ventrale est, elle aussi, intéressée par l'action du méristème intercalaire qui provoque l'extension des oreillettes de gaine, et s'allonge en même temps.

Une lemme adulte d'*Avena fatua* L. (fig. 18e) comprend donc un certain nombre d'éléments dont nous avons pu suivre l'origine et l'évolution ontogénique. L'arête correspond, dans sa totalité, à la partie supérieure de l'ébauche ; il ne semble exister aucun obstacle à ce que nous lui attribuions une valeur laminaire, puisqu'elle surmonte les appareils ligulaires. Il ne fait aucun doute que la région du corps de la lemme située en dessous de « l'insertion » de l'arête a une valeur de gaine. Les faits sont un peu plus complexes en ce qui concerne la région supérieure de ce corps. En effet, sa région médiane, qui d'ailleurs ne comprend que deux ou trois assises cellulaires, est originaire de l'appareil ligulaire ventral dont elle constitue la saillie ; ses régions latérales répondent parfaitement à la notion d'oreillette de gaine, telle que nous l'avons définie dans un article précédent (Tran et Cusset, 1966*a*).

Les autres Graminées dont la lemme porte une arête apparemment dorsale, et dont nous avons pu suivre l'ontogénie, nous ont fourni des faits analogues à ce que nous venons d'exposer à quelques petites différences près. C'est ainsi que les oreillettes de gaine de la lemme de *Bromus arvensis* L. (fig. 19) ont une importance faible, ne prenant qu'une extension modérée, alors que dans divers *Aira*, ou *Alopecurus myosuroides* Huds. (fig. 20), elles s'allongent considérablement, ce qui place l'arête en une position semblant basale. Dans *Lagurus ovatus* L. (fig. 21), nous avons rencontré un terme extrême de ce développement, les oreillettes constituant des appendices allongés que l'on considère parfois comme des subules. Par contre, dans *Tetrapogon spathaceus* Hack. (fig. 22), dont les oreillettes sont presque inexistantes, les décurrences ligulaires sont fortement marquées. Dans les lemmes des épillets basaux de l'inflorescence, elles portent de longs poils soyeux silicifiés, alors que dans les épillets supérieurs, elles se développent en de véritables ailes hyalines. Remarquons aussi qu'il est souvent possible de reconnaître à la structure de leur épiderme (forme et disposition des trichomes) la délimitation entre les tissus, d'origines ligulaire et vaginale, de la lemme. Nous n'insisterons pas ici sur ces faits que nous examinerons dans une publication ultérieure.

Par contre, il nous semble indispensable de dire quelques mots de la lemme si particulière de *Corynephorus canescens* (L.) P. B. (fig. 23).

Les premiers stades de son développement sont identiques à ce que nous avons observé dans *Avena fatua* L. C'est ainsi que les ébauches lemmaires de ces deux espèces ne sont pratiquement pas reconnaissables jusqu'à ce qu'elles atteignent une longueur totale de 200 μ. A ce stade, la partie supérieure qui donnera l'arête est déjà bien différenciée et surmonte un corps lemmaire qui embrasse la rachéole de l'épillet. C'est à ce moment que commence l'initiation de l'appareil ligulaire ventral. Sa croissance se poursuivra d'une façon analogue à celle des exemples précédents ; il édifiera notamment la région médiane de la partie supérieure de la lemme, entre deux zones équivalant à des oreillettes de gaine.

Les différences résident en plusieurs structures particulières qui se différencient aux dépens de l'arête et de la base de la lemme. Alors que l'arête atteint 0,5 mm environ, il se développe à son tiers inférieur une couronne de trichomes de grande taille qui se sclé-

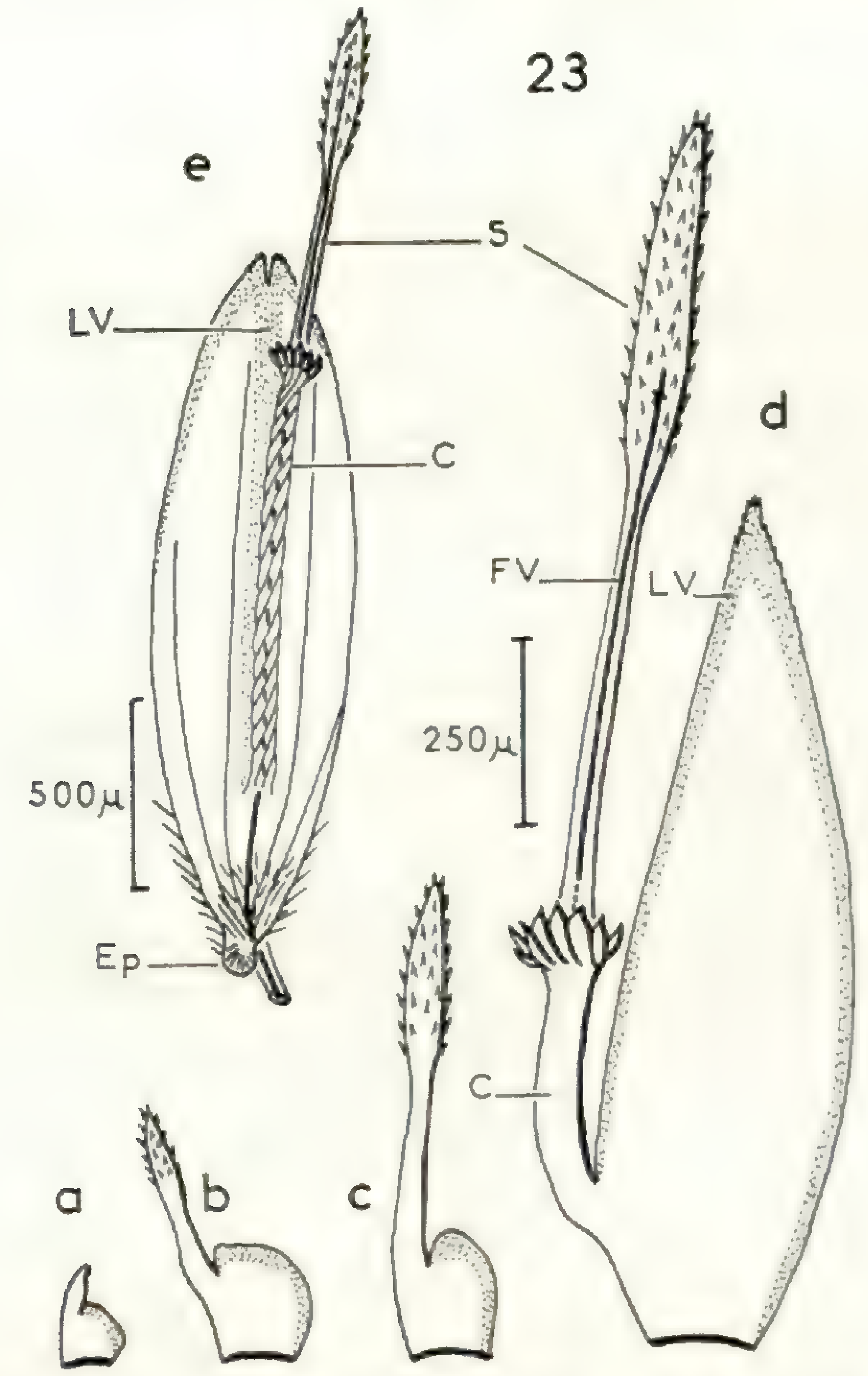


Fig. 23. — Stades successifs du développement morphologique de la lemme de *Corynephorus canescens* (L.) P. B. Le faisceau vasculaire médian de la lemme se différencie à partir d'un point nodal (marqué par une croix) (d) près du sommet de l'arête. La colonne de l'arête chez la lemme âgée est torsadée (e), et séparée de la subule par une couronne de trichomes (détail fig. 24).

C : colonne ; Ep : éperon ; FV : faisceau vasculaire de l'arête devenant le faisceau médian de la lemme ; LV : ligule ventrale ; S : subule.

rifieront (fig. 24). Ces productions sont uniquement épidermiques et n'entraînent pas de recloisonnements dans les tissus sous-jacents. Il existe, cependant, un renflement à ce niveau ; sa présence résulte simplement de la croissance isodiamétrique des cellules sous-épidermiques et parenchymateuses, alors qu'elle est orientée parallèlement au grand axe dans les autres régions de l'arête. Ultérieurement, cette différenciation apparaîtra, en séquence basipète, dans toutes les cellules épidermiques situées au-dessous de cette couronne, première formée, ce qui confère à la région inférieure de l'arête un aspect de colonne torse.

Une seconde particularité de *Corynephorus canescens* (L.) P. B. consiste dans les modifications de l'épiderme abaxial de la base de la glumelle (fig. 25). Avant même la différenciation en cellules longues et cellules courtes, toutes les cellules de cette région s'allongent fortement en trichomes. Les plus inférieurs d'entre eux restent joints en une palette hémicirculaire qui simule un éperon basal du type de celui décrit dans *Festuca Mairei* Saint-Yves ; les autres donnent une plage de longs poils grêles qui finissent par se lignifier.

L'existence d'appareils ligulaires (dont le dorsal reste à l'état de soubassement), notamment, et l'ontogénie que nous avons décrite nous permettent d'écarter de façon certaine la possibilité que la structure en couronne de trichomes, portée par l'arête, puisse correspon-

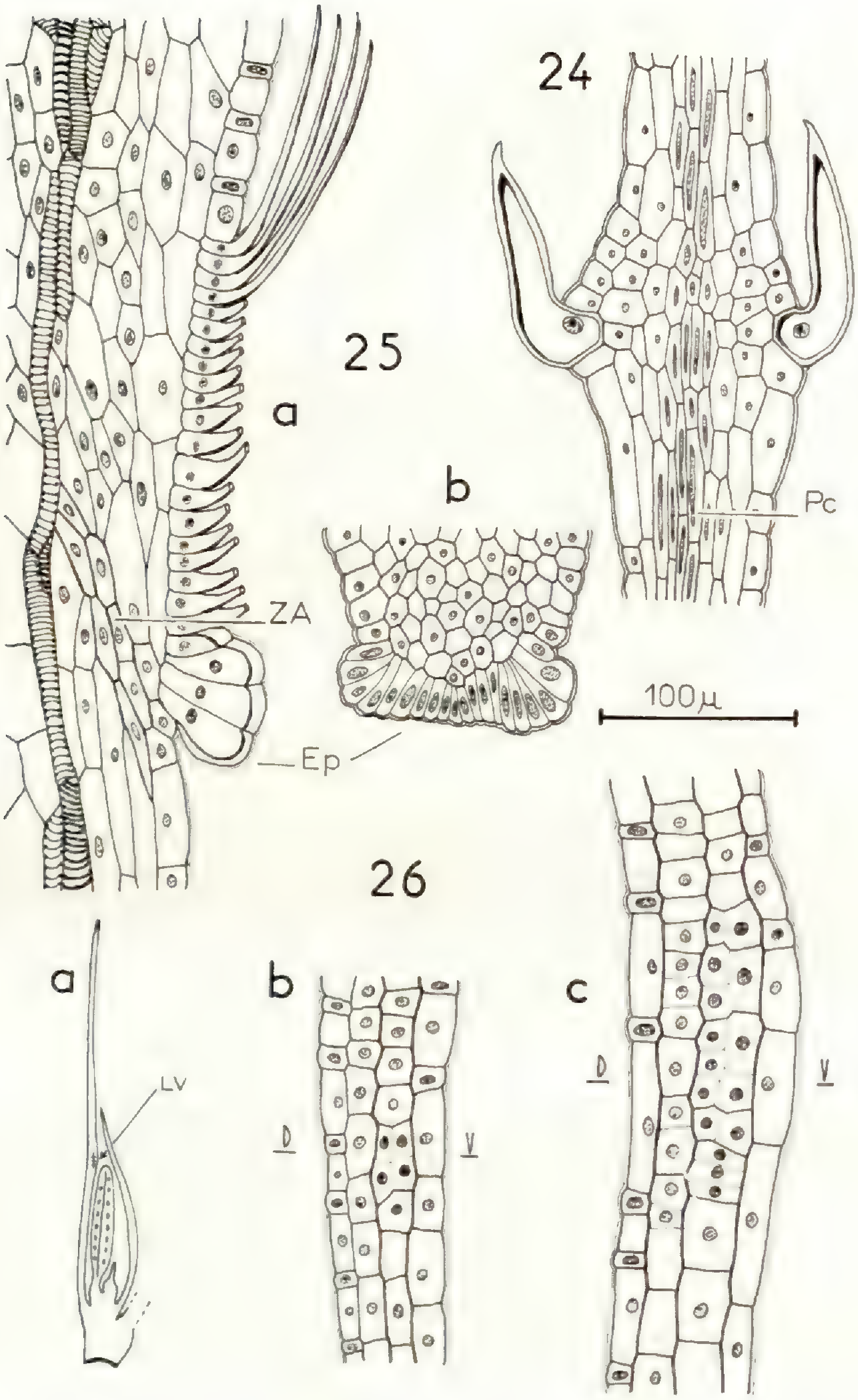


Fig. 24-26.

24-25. — Lemme assez jeune de *Corynephorus canescens* (L.) P. B. 24, coupe longitudinale au niveau de la couronne de trichomes au sommet de la colonne de l'arête ; 25 (a et b), coupes sagittale et transversale de l'éperon.

26. — *Lolium perenne* L. Schéma de coupe sagittale d'une fleur jeune montrant le niveau de la ligule ventrale de la lemme (a) ; coupes sagittales de lemme, stades jeune et âgé de la ligule ventrale (b et c).

D : côté dorsal ; Ep : éperon ; LV : ligule ventrale ; Pc : procambium ; V : côté ventral ; ZA : zone d'articulation de la fleur.

dre à la ligule de la feuille végétative, comme certains auteurs l'ont suggéré. Ainsi que dans les cas précédents, la totalité de l'arête a une valeur laminaire.

Le dernier cas à examiner est celui des glumelles inférieures mutiques, où l'absence d'une arête pourrait, a priori, permettre de penser que rien d'homologue à un limbe ne joue un rôle dans leur constitution. Jusqu'à présent cependant, seule la morphologie externe des lemmes de ce type a été examinée par différents auteurs, et leur affirmation de l'absence de l'appareil ligulaire ne repose sur aucune étude anatomique.

Nous avons repris cette question, notamment par l'examen de la lemme de *Lolium perenne* L. subsp. *perenne*, qui ne présente ni membrane ni trichome, et donc représente l'un des cas où personne ne peut soupçonner l'existence d'un ensemble ligulaire. Cependant, des coupes sagittales de la glumelle inférieure (fig. 26), même adulte, montrent à l'évidence la présence, dans la région moyenne et médiane de la lemme, d'un soubassement ligulaire ventral. Il résulte d'un dédoublement de l'assise sous-épidermique, suivi de divisions anticlinales. On remarque de plus que la structure de l'épiderme ventral varie à ce niveau. Au-dessous, ses cellules sont allongées, sans aucune différenciation particulière, alors qu'au-dessus il existe une alternance régulière de cellules courtes et de cellules longues. On sait que la première structure est caractéristique des régions ventrales de la gaine, alors que la seconde se rencontre dans l'épiderme ventral du limbe (Prat, 1936).

Il n'y a donc aucune raison de ne pas reconnaître l'existence d'un appareil ligulaire, bien qu'il soit discret, dans la lemme de *Lolium perenne* L., dont la région inférieure est, par conséquent, à valeur vaginale, alors que sa partie supérieure est l'homologue d'un limbe. En suivant, comme nous l'avons fait, l'ontogénie de cette lemme, on voit que son aspect, si différent de celui de la lemme d'*Avena fatua* L. ou d'*Echinaria capitata* Desf., ne correspond pas à une différence de valeur morphologique, mais à des modifications au cours de la morphogenèse, et notamment à une différenciation moins poussée, avant que la lemme n'atteigne une longueur de 200 μ, entre ses régions supérieure et inférieure.

Enfin, rappelons la structure composite des glumelles inférieures en « utricule » des *Leptaspis*, que nous avons montrée pour *L. cochleata* Thwaites (Cusset et Tran, 1966). L'appareil ligulaire ventral y prend une grande extension, et par un mécanisme analogue à celui qui existe dans la feuille végétative des *Melica*, assure la fermeture de la gaine. La différence essentielle réside dans le peu de développement que prend la zone laminaire par rapport au tissu vaginal qui constitue la plus grande partie de « l'utricule ».

C. — Cas tératologiques

Divers auteurs ont décrit des appareils ligulaires « tératologiques », dans les cas de « prolifération » ou de « viviparie » des épillets de plusieurs Graminées, où ils considèrent que les lemmes sont transformées en feuilles végétatives.

L'exemple le plus classique des proliférations des épillets est sans conteste celui de *Poa alpina* L. var. *vivipara* L. Nous en avons donc examiné des échantillons (fig. 27).

Le premier problème à résoudre est de savoir quelles sont, parmi les pièces foliacées de tels épillets prolifères, celles qui correspondent aux lemmes des épillets normaux. Divers auteurs, à ce qu'il nous a paru, ont assimilé toutes ces pièces foliacées à des lemmes. Nous ne pensons pas que cela soit possible. En quoi, en effet, consiste cette prolifération ? L'apex

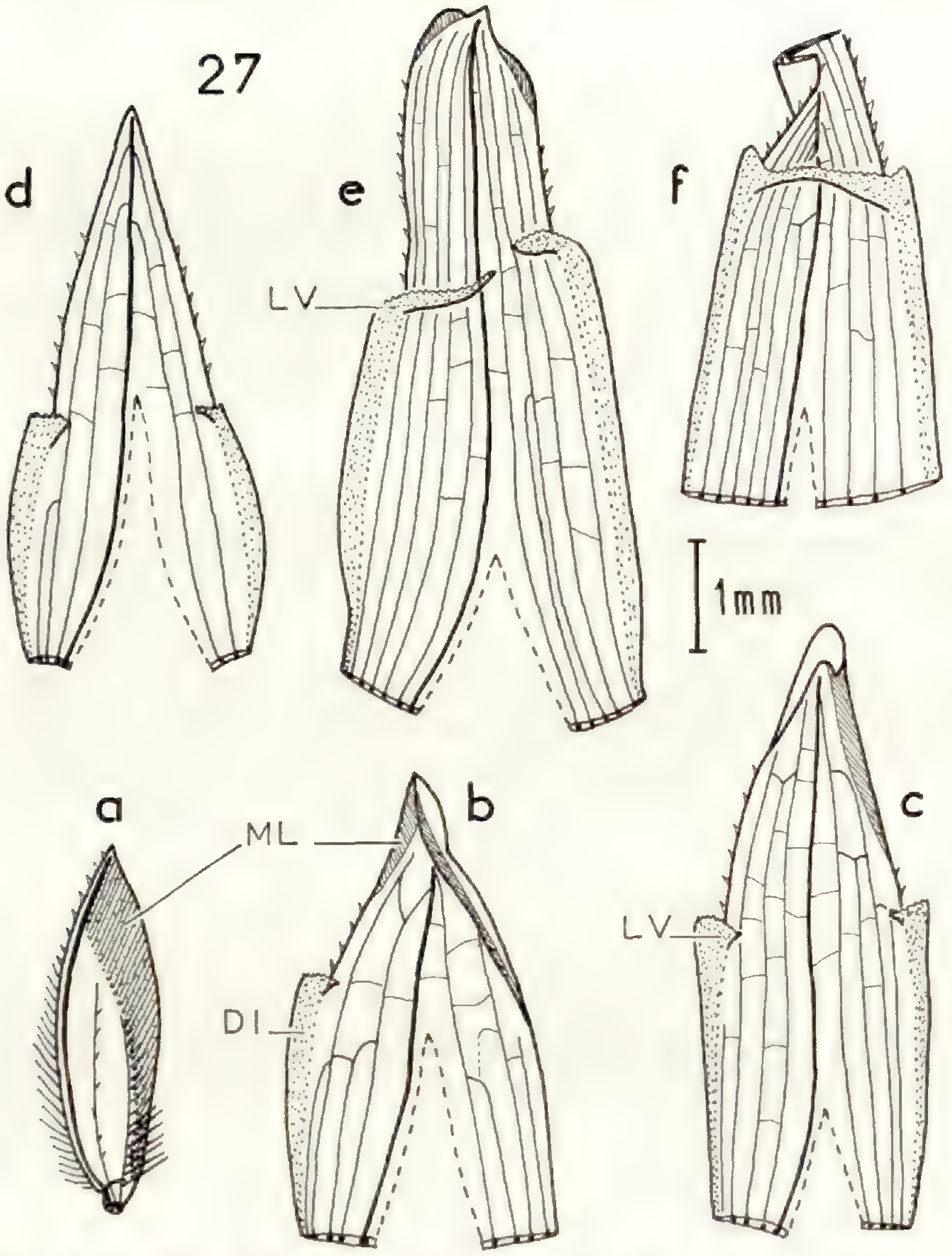


Fig. 27. — Différentes structures de lemmes d'un épillet prolifère de *Poa alpina* L. var. *vivipara* L. Vue latérale d'une lemme non modifiée (a) : vue adaxiale des lemmes modifiées avec formation d'une ligule ventrale membraneuse (b-f) (voir explications dans le texte).
Dl : décurrence ligulaire ; LV : ligule ventrale ; ML : marge laminaire.

caulinaire, après un long stade végétatif, devient inflorescentiel le temps de fournir éventuellement des préfeuilles d'inflorescence et les glumes. Immédiatement après, il fonctionne de nouveau de façon végétative et initie des ébauches dont la nature foliaire est de plus en plus affirmée. Seule la plus inférieure de ces formations correspond de façon certaine à une lemme, dont elle a d'ailleurs parfois la morphologie, les pièces foliacées supérieures produites par un apex redevenu végétatif ne pouvant, selon nous, être comparées qu'à des feuilles et non à des pièces florales. Nous n'avons donc tenu compte que de la pièce située immédiatement au-dessus des glumes des épillets prolifères.

La lemme de *Poa alpina* L., à l'état normal, a une structure que nous devons décrire : elle se caractérise par deux importantes régions latérales translucides encadrant une partie médiane chlorophyllienne. Il faut remarquer que ces zones membraneuses n'atteignent pas la base de la lemme, et que leur développement est de plus en plus important quand

on se rapproche de son sommet. Anatomiquement, elles sont formées d'une ou de deux assises cellulaires seulement : le mésophylle est donc très réduit dans la partie supérieure de la lemme où on n'en rencontre qu'autour de la nervure médiane. L'extrême base de la lemme, par contre, montre une anatomie bien différente, le parenchyme s'étendant jusqu'à la marge. En coupe sagittale, on se rend facilement compte que le niveau où s'interrompt la bordure membraneuse est celui du soubassement ligulaire ventral, l'appareil ligulaire dorsal ne semblant pas développé.

Le degré de transformation de la lemme, par rapport à la structure normale, est variable. Quand elle est peu modifiée, la première remarque à faire est que le niveau du soubassement ligulaire est beaucoup plus élevé, et par conséquent qu'il y a un développement plus important de la gaine par rapport au limbe. Corrélativement, les régions latérales membraneuses sont beaucoup moins développées, puisqu'elles ne bordent pas la partie vaginale.

Un stade un peu plus modifié en direction de la structure végétative est celui où l'appareil ligulaire ventral développe, non seulement un soubassement, mais aussi une saillie ligulaire membraneuse, d'origine épidermique. Dans ce cas, les marges de la lemme modifiée présentent des régions membraneuses d'aspect analogue mais de valeurs non homologues. Celles qui bordent l'extrémité supérieure de la lemme modifiée, à valeur laminaire, correspondent aux marges translucides de la partie laminaire de la lemme normale. Par contre, alors que la partie vaginale de la lemme normale n'est bordée par aucune aile membraneuse, son homologue de la lemme modifiée présente de fortes décurrences ligulaires dont l'origine est entièrement comparable à ce que nous avons vu lors de l'étude de la feuille végétative (voir la Bibliographie de Cusset et Tran, 1969). Dans ces lemmes modifiées, cependant, le développement de la saillie ligulaire est beaucoup plus tardif que dans la feuille végétative et ne se manifeste que pendant les derniers recloisonnements du soubassement ligulaire ; cette saillie apparaît alors comme deux petites écailles en continuité avec les décurrences ligulaires.

Quand la transformation dans le sens végétatif de la lemme est plus poussée — et il existe tous les intermédiaires entre une lemme normale et une pièce entièrement semblable à une feuille végétative — on assiste progressivement à l'extension de deux phénomènes. Tout d'abord l'époque d'apparition de la saillie ligulaire est de plus en plus précoce ; il s'ensuit un développement de plus en plus important de cette saillie qui ne tarde pas à former une lame continue en travers de la lemme modifiée. D'autre part, la part prise par la gaine dans la constitution de la lemme est de plus en plus importante, de la lemme normale jusqu'à la lemme modifiée où la saillie ligulaire est continue ; cependant, quand la tendance végétative est plus accentuée, la partie laminaire reprend de son importance relative aux dépens de la gaine, pour aboutir aux proportions que l'on rencontre habituellement dans la feuille végétative. Corrélativement, les régions latérales membraneuses de la partie laminaire de la lemme perdent de leur importance pour finir par disparaître complètement. En d'autres termes, plus la lemme modifiée se rapproche de la structure végétative, plus le mésophylle chlorophyllien s'étend.

III. CONCLUSIONS : INTERPRÉTATIONS MORPHOLOGIQUES

A. — Lemmes normales

L'examen auquel nous venons de procéder nous révèle une grande homogénéité de constitution entre les différentes lemmes, qu'elles soient aristées ou non.

Dans certains cas exceptionnels (*Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc.), c'est en morphologie externe que la lemme apparaît comme homologue d'une feuille végétative complète, avec ses gaine, limbe, appareils ligulaires, ventral et dorsal, et appendices latéraux. Cependant de façon générale, ces différentes régions se développent moins et on ne peut en reconnaître la délimitation que par des méthodes anatomique et ontogénique.

1. Dans les **lemmes à arêtes terminales** (*Stipa*, *Bromus grossus* Desf. var. *eburonensis* Tournay, *Triticum*), la région supérieure, qui correspond à l'arête, ou aux arêtes, et à la partie la plus supérieure du corps de la lemme, est homologue du limbe d'une feuille végétative, la région inférieure, d'une gaine. Entre les deux, les appareils ligulaires ont un développement variable. Dans *Bromus grossus* Desf. var. *eburonensis* Tournay, l'appareil ventral apparaît sous forme d'une membrane ; dans *Stipa intricata* Godr., au contraire, c'est l'ensemble dorsal qui a une certaine extension ; dans *Triticum aestivum* L., la saillie ligulaire ventrale ne se manifeste qu'en un alignement de trichomes ; dans *Stipa capillata* L., enfin, les ensembles ligulaires restent à l'état de soubassement.

Il ne faudrait cependant pas assimiler automatiquement les arêtes terminales à un limbe. Dans *Urochloa trichopus* Stapf, le sommet de l'ébauche se retrouve en position ventrale dans la lemme adulte, et c'est un développement considérable du soubassement ligulaire dorsal qui fournit le mucron apparemment terminal. Les glumelles que nous avons qualifiées d' « ensiformes » ont une structure identique et sont presque entièrement constituées par l'équivalent d'une gaine. Leur petite crête sommitale correspond à la fois aux ébauches de limbe et d'appareils ligulaires ventral et dorsal ne se développant pas.

2. Les **glumelles mutiques** du type habituel (*Lolium perenne* L.) sont, elles aussi, homologues d'une feuille végétative entière, mais la région à valeur laminaire y est beaucoup plus développée, bien que leur aspect externe soit analogue aux cas précédents. On ne peut donc pas se fier au seul examen externe d'une glumelle inférieure pour délimiter les différentes zones qui la composent, celles-ci variant d'importance relative selon les processus morphogénétiques.

3. Ce sont précisément des phénomènes d'ontogenèse différents de ceux qui élaborent les types lemmaires précédents qui fournissent les **lemmes à arête dorsale**. Dans ce dernier cas, l'arête est homologue d'un limbe de feuille végétative, et la partie du corps de la lemme située au-dessous de son « insertion » correspond à une gaine. Mais, contrairement à l'opinion courante, du tissu à valeur vaginale édifie, sous forme d'oreillettes de gaine, deux zones longitudinales de la partie du corps de la lemme située au-dessus de cette « insertion ». L'appareil ligulaire ventral, dont la saillie est membraneuse, sert de tissu de jonction entre

ces deux oreillettes et les borde latéralement. Les glumelles inférieures à arête dorsale ont donc un corps de nature composite quant à son origine ; il semble bien que cette structure résulte de phénomènes ontogéniques secondaires du point de vue phylogénique, qui éloignent leur aspect de celui de la feuille végétative dont elles sont entièrement homologues. On remarquera d'ailleurs qu'elle caractérise des phylums unanimement considérés comme évolués (Aveneae, Agrosteae), alors que les arêtes terminales se rencontrent dans les Bambusoideae, les Oryzoideae, tribus primitives.

B. — Lemmes modifiées

L'examen des lemmes modifiées de *Poa alpina* L. var. *vivipara* L. nous montre des phénomènes se raccordant parfaitement avec ce que nous avons vu, d'une part pour la feuille végétative et d'autre part pour la lemme mutique, avec tous les intermédiaires. Nous devons attirer l'attention sur l'existence de bordures membraneuses propres à la région laminaire, liées au peu de différenciation du mésophylle chlorophyllien dans les pièces inflorescentielles ; l'absence de ces structures au long de la partie vaginale de la lemme, le hiatus qui les sépare des décurrences ligulaires dans la lemme modifiée, leur persistance ultime au sommet de la région laminaire, tout indique que ces bordures membraneuses n'ont rien à voir avec la gaine, et, notamment, qu'il ne peut s'agir de formation à valeur stipulaire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Baillon, H., 1892. — Une graminée uniflore. *Bull. mens. Soc. Linn. Paris*, nº 130 : 1034-1036.

Bourreil, P., 1969. — Documents sur l'orthogenèse régressive du gynécée et de la paléa des Aristideae. *Adansonia*, sér. 2, **9** : 429-437.

Bugnon, P., 1921. — La feuille chez les Graminées. Thèse, Paris, Caen.

Bugnon, F., et R. Genot, 1963. — Valeur morphologique des glumes et de la glumelle inférieure chez les Graminées : cas du *Sesleria caerulea* Arduin. *Bull. sci. Bourgogne*, **22** : 21-34.

Bugnon, F. et R. Genot, 1965. — Valeur morphologique des enveloppes de l'épillet chez les Graminées. Nouvelles observations. *Bull. sci. Bourgogne*, **23** : 77-82.

Butzin, F., 1968. — Bemerkungen zum Umfang und zur Morphologie der Paniceengattung *Allopteropsis*. *Willdenowia*, **5** : 123-143.

— 1969. — Die begrannten Paniceae und ihr Stellung im System. *Ibid.*, **5** : 245-270.

— 1969. — Zur Klassifizierung der Spelzenformen bei den Gramineen mit besonderer Berücksichtigung der begrannten Spelzen. *Ibid.*, **5** : 445-470.

Cannon, W. A., 1900. — A morphological study of the flower and embryo of the wild oat, *Avena fatua* L. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, ser. 3, Bot., **1** : 329-355.

Čelakovský, L. J., 1897. — Über die Homologien des Grasembryos. *Bot. Zeitung*, Berlin, **55** : 141-174.

Cusset, G., 1966. — Remarques sur une interprétation récente de la lemme des Graminées. *J. Agric. trop. Bot. appl.*, **13** : 233-235.

Cusset, G., et Tran Thi Tuyet-Hoa, 1966. — Observations sur une Graminée remarquable de l'Ouest africain. *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, **28** : 1289-1292.

Cusset, G., et Tran Thi Tuyet-Hoa, 1967. — Sur les feuilles peltées des Monocotylédones. *92e Congr. Soc. Sav.*, Strasbourg, sect. Sci., **3** : 243-249.

Cusset, G., et Tran Thi Tuyet-Hoa, 1969. — La ligule d'*Oryza sativa* L. Un autre point de vue. *Flora,* Iéna, sér. B, **158** : 603-607.

Duval-Jouve, J., 1864. — Sur la nature morphologique de l'arête des Graminées. *Bull. Soc. bot. Fr.,* **11** : 105-107.

— 1871. — Étude anatomique de l'arête des Graminées. *Mém. Acad. Sci.-Lettres Montpellier,* sect. Sci., **8** : 33-78.

— 1872. — [Lettre à M. le Secrétaire Général de la Société botanique de France.] *Bull. Soc. bot. Fr.,* **19** : 38-39.

Guédès, M., 1965. — Les formations « ligulaires » des pétales des Caryophyllacées Sinéloïdées [*sic*]. Comparaison avec la ligule des Graminées. *Ibid.*, **112** : 164-179.

— 1969. — La ligule de la feuille d'*Agrostis stolonifera* L. Nouvelles remarques sur la notion de stipule ligulaire. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **268** : 1275-1278.

McClure, F. A., 1934. — The inflorescence in *Schizostachyum* Nees. *J. Wash. Acad. Sci.*, **24** : 541-548.

— 1966. — The Bamboos ; a fresh perspective. Cambridge (Mass.).

Mohl, H. von, 1845. — Über die Bedeutung der unteren Blumenspelze der Gräser. *Bot. Zeitung,* Berlin, 3. Jahrgang, Nr 3 : 33-37.

Philipson, W. R., 1934. — The morphology of the lemma in Grasses. *New Phytol.*, **33** : 359-371.

— 1935. — The development of the spickelet in *Agrostis canina. Ibid.*, **34** : 421-436.

Prat, H., 1936. — La systématique des Graminées. *Annls Sci. nat.*, sér. 10, Bot., **18** : 165-258.

Rappaport, J., 1938. — Recherches morphologiques et anatomiques sur *Lolium perenne* L. Contribution à l'étude de l'appareil floral des Graminées. Thèse Université, Dijon.

Raspail, F. V., 1825. — Mémoire sur la famille des Graminées. Paris.

— 1837. — Nouveau système de physiologie végétale et de botanique. I. Paris : 115-136.

Roeper, J., 1826. — Observationes aliquot in florum inflorescentiarumque naturam. *Linnaea,* **1** : 433-466.

— 1844. — Zur Flora Mecklemburgs. II. Rostock : 44.

Tran Thi Tuyet-Hoa, 1965. — Les glumelles inférieures aristées de quelques Graminées : anatomie, morphologie. *Bull. Jard. Bot. État,* **35** : 219-284.

— 1968*a*. — La notion de « ligule latente ». *Bull. Soc. bot. Fr.,* **115** : 37-44.

— 1968*b*. — L'ontogénie de la ligule dorsale des Bambusoideae. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **267** : 1828-1831.

— 1970. — Remarques sur la lemme du *Triticum aestivum* L. *Bull. Soc. bot. Fr.,* **117** : 30-37.

— 1971. — La ligule dorsale des Graminées. *Ibid.,* **118** : 56-59.

Tran Thi Tuyet-Hoa et G. Cusset, 1966*a*. — Précisions sur la ligule d'*Oryza sativa* L. *Ibid.*, **113** : 152-160.

Tran Thi Tuyet-Hoa et G. Cusset, 1966*b*. — La glumelle inférieure et la feuille végétative graminéenne. Comparaison morphologique. *91e Congr. Soc. Sav.*, Rennes, sect. Sci., **3** : 141-152.

Tran Thi Tuyet-Hoa et G. Cusset, 1966*c*. — Sur la trachéogenèse ligulaire de *Deschampsia caespitosa* P. B. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **263** : 497-500.

Van Tieghem, P., 1891. Éléments de botanique. I. *In* : Botanique générale, 2e éd., Paris.

Velenovský, J., 1907. — Vergleichende Morphologie der Pflanzen. II. Prague : 448-449.

Wigand, A., 1854. — Botanische Untersuchungen. IV. Beiträge zur Morphologie der Grasblüthe aus der Entwicklungsgeschichte. Braunschweig : 83-129.

Wydler, J., 1844. — Morphologische Mittheilungen. *Bot. Zeitung*, Berlin, 2. Jahrgang, Nr 36 : 625-634.

Manuscrit déposé le 14 novembre 1972.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 128, mars-avril 1973,
Botanique 8 : 33-57.

Achevé d'imprimer le 30 novembre 1973.

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

Paris

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

MISSOURI BOTANICAL
JUL 17 1974
GARDEN LIBRARY

botanique
9

MISSOURI BOTANICAL
JUL 17 1974
GARDEN LIBRARY

N° 189 SEPTEMBRE - OCTOBRE 1973

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. VACHON.

Comité directeur : Prs Y. LE GRAND, C. LÉVI, J. DORST.

Rédacteur général : Dr. M.-L. BAUCHOT.

Secrétaire de rédaction : Mme P. DUPÉRIER.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. HALLÉ.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1973

ABONNEMENT GÉNÉRAL : France, 360 F ; Étranger, 396 F.

ZOOLOGIE : France, 250 F ; Étranger, 275 F.

SCIENCES DE LA TERRE : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

ÉCOLOGIE GÉNÉRALE : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

BOTANIQUE : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

SCIENCES PHYSICO-CHIMIQUES : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 189, septembre-octobre 1973, Botanique 9

Sur un genre nouveau, *Tokidaea* (Céramiacées, Rhodophytes), du nord du Japon

par Tadao Yoshida *

Résumé. — L'algue qui est connue sous le nom d'*Antithamnion corticatum* a été étudiée sur le matériel récolté sur la côte de Némuro, à l'est d'Hokkaido, Japon. La situation subterminale des rameaux carpogoniaux sur les brachycladomes, les tétrasporocystes à division tétraédrique et les autres caractères morphologiques montrent que cette algue doit constituer le type du genre nouveau, *Tokidaea*, dans la tribu des Ptilotées.

Tokida (1932) a décrit une belle espèce de la famille des Céramiacées sous le nom d'*Antithamnion corticatum*. Depuis la première récolte au lac Tobuchi, Saghalien, par Tokida en 1930, cette algue a été trouvée dans quelques localités autour d'Hokkaido, au nord du Japon : à Oshoro (Inagaki, 1933), à Muroran (d'après des échantillons de l'herbier Univ. Hokkaido) et au lac Saroma (Iwamoto, 1960). Cette espèce a été également signalée à Vladivostock (URSS) par Funahashi (1966).

Cette algue croît sur les rochers et sur les coquilles en profondeur jusqu'à 15 mètres. On voit souvent les plantes croissant sur les cables immergés dans la mer.

Tokida a observé les organes reproducteurs sur des échantillons récoltés aux mois de juillet et d'août. J'ai récolté cette algue à plusieurs reprises sur la côte au voisinage de la ville de Némuro, à l'extrémité est de l'île d'Hokkaido. Les échantillons récoltés au mois de juillet sont stériles, mais ceux récoltés en septembre et en octobre portaient des organes sexuels et des tétrasporocystes mûrs. On peut conclure que l'automne est la saison de reproduction. Il semble que cette espèce soit pérennante, à en juger par l'échantillon récolté en juillet, qui porte une partie très jeune à l'extrémité d'une partie inférieure plus âgée.

Au cours de plongées en scaphandre autonome au mois de septembre aux environs de la ville de Némuro, M. I. Yamada a pu récolter cette espèce : les individus, bien développés et suffisamment nombreux, m'ont permis de préciser quelques aspects de la morphologie de cette algue.

En examinant les échantillons, j'ai trouvé quelques caractères qui ne correspondent pas avec ceux du genre *Antithamnion* : en particulier la situation des procarpes et le mode de division tétraédrique des tétrasporocystes. La situation des rameaux carpogoniaux,

* *Laboratoire de Biologie végétale marine, Université Paris VI, et Department of Botany, Faculty of Science, Hokkaido University, Sapporo (Japon).*

bien semblable à celle du genre *Gymnothamnion*, indique que cette algue appartient à la tribu des Ptilotées. Mais elle diffère suffisamment des autres genres de cette tribu pour constituer un genre nouveau.

Observations

Structure végétative

La plante forme des touffes dressées, hautes de 4 centimètres, très ramifiées, à ramifications principales alternes ou dichotomes dans un même plan. Elle est fixée au substrat par un disque basal conique, constitué par une touffe de rhizoïdes descendant des parties inférieures du thalle.

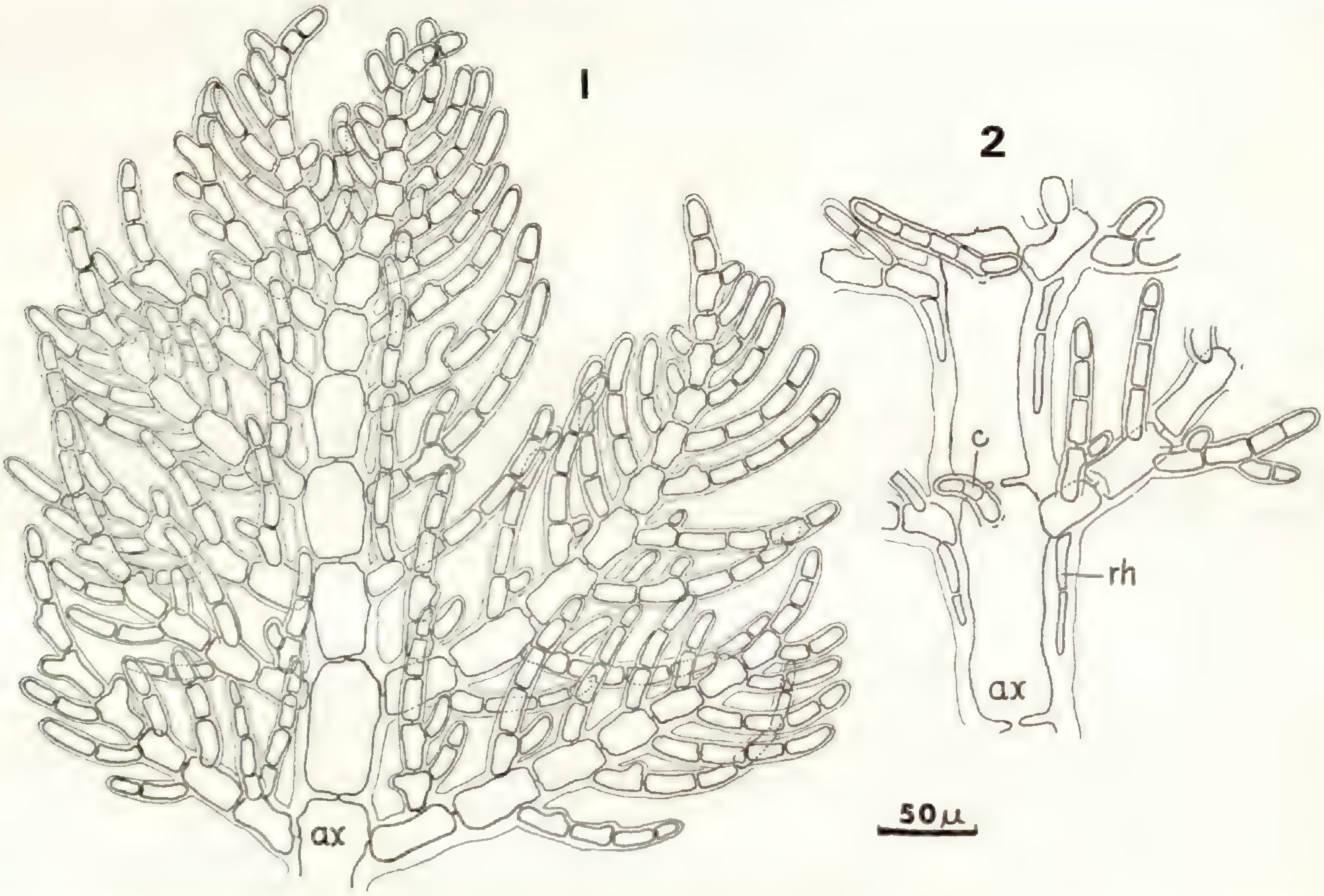


Fig. 1-2. — *Tokidaea corticata* (Tokida) Yoshida.
1. Sommet d'un rameau. 2. Fragment d'un rameau montrant le début de la cortication et la troisième ligne des rameaux courts. ax, cellule de l'axe ; c, rameau court ; rh, rhizoïde.

La fronde se développe aux dépens d'une cellule initiale terminale qui se divise perpendiculairement à l'axe de la fronde (fig. 1). Les axes principaux, bien individualisés, sont constitués de cellules plus hautes que larges dont le diamètre atteint environ 300 µ dans les parties inférieures. Les rameaux principaux sont cortiqués, à peu de distance de leur sommet, par des rhizoïdes naissant des cellules basales des rameaux latéraux et constitués par des files de cellules longues et étroites qui cachent entièrement le filament axial (fig. 2).

Ces axes portent des rameaux latéraux opposés, l'un des deux rameaux étant parfois

moins développé que l'autre. Les jeunes rameaux latéraux, arqués vers le sommet, portent sur leur face abaxiale (inférieure) des ramifications de second ordre formées d'une file de quelques cellules, tandis que d'autres, plus développées, portent des ramifications opposées. Ce mode de ramification rappelle beaucoup celui des *Antithamnion.*

Plus bas, les rameaux latéraux portent tous des ramifications opposées, elles-mêmes susceptibles de porter des ramifications opposées, mais seuls les axes principaux sont cortiqués par des rhizoïdes.

La cellule basale des rameaux latéraux adultes donne naissance à deux pinnules ramifiées, opposées, insérées latéralement dans un plan perpendiculaire au plan de ramification de la fronde et dirigées vers le haut.

En plus des rameaux latéraux, les cellules de l'axe principal peuvent porter par endroit une autre série de petits rameaux qui est insérée perpendiculairement aux rameaux latéraux opposés. Ces petits rameaux sont plus simples que les rameaux latéraux opposés et se ramifient deux ou trois fois.

Les cellules des filaments corticaux donnent naissance, surtout à la partie inférieure de la plante, à des ramules adventifs simples. Toutes les cellules terminales des rameaux latéraux et des pinnules ont des sommets obtus.

Contrairement à ce qui existe chez les *Antithamnion*, aucune cellule sécrétrice n'a été observée.

Organes femelles

La situation des organes femelles est tout à fait différente de celle des *Antithamnion.*

Les procarpes sont situés vers l'extrémité des pinnules opposées sur l'avant-dernière ou l'antépénultième cellule (fig. 3).

Après la formation d'un premier procarpe, la pinnule peut continuer son développement et porter un ou deux autres procarpes successifs, situés alternativement de part et d'autre du rameau qui les porte (fig. 4).

Chaque procarpe est constitué par une cellule support portant le rameau carpogonial quadricellulaire incurvé sur la face abaxiale de la cellule support et surmonté d'un trichogyne plus ou moins long. Après la formation du rameau carpogonial, la cellule support donne naissance, latéralement, à une cellule stérile arrondie.

Très rarement le procarpe est situé sur des rameaux à croissance indéfinie.

Après la fécondation du carpogone, la connexion entre le trichogyne et le carpogone disparaît, puis la cellule support se renfle vers le sommet pour donner naissance à la cellule auxiliaire. Une cellule de jonction est formée par le carpogone fécondé. Généralement deux ou trois gonimolobes se développent à partir de la cellule auxiliaire (fig. 4-6).

Au cours du développement du gonimoblaste, des cellules axiales du rameau latéral au-dessous de celle qui porte la cellule support donnent naissance à quelques filaments simples qui entourent les gonimolobes et forment des filaments involucraux (fig. 7). Les gonimoblastes adultes semblent occuper une position terminale sur les rameaux latéraux car les cellules axiales situées au-dessus du procarpe cessent de se développer après la fécondation du carpogone. Les cellules du rameau latéral qui portent le gonimoblaste grossissent et les connexions entre elles (synapses) deviennent plus marquées.

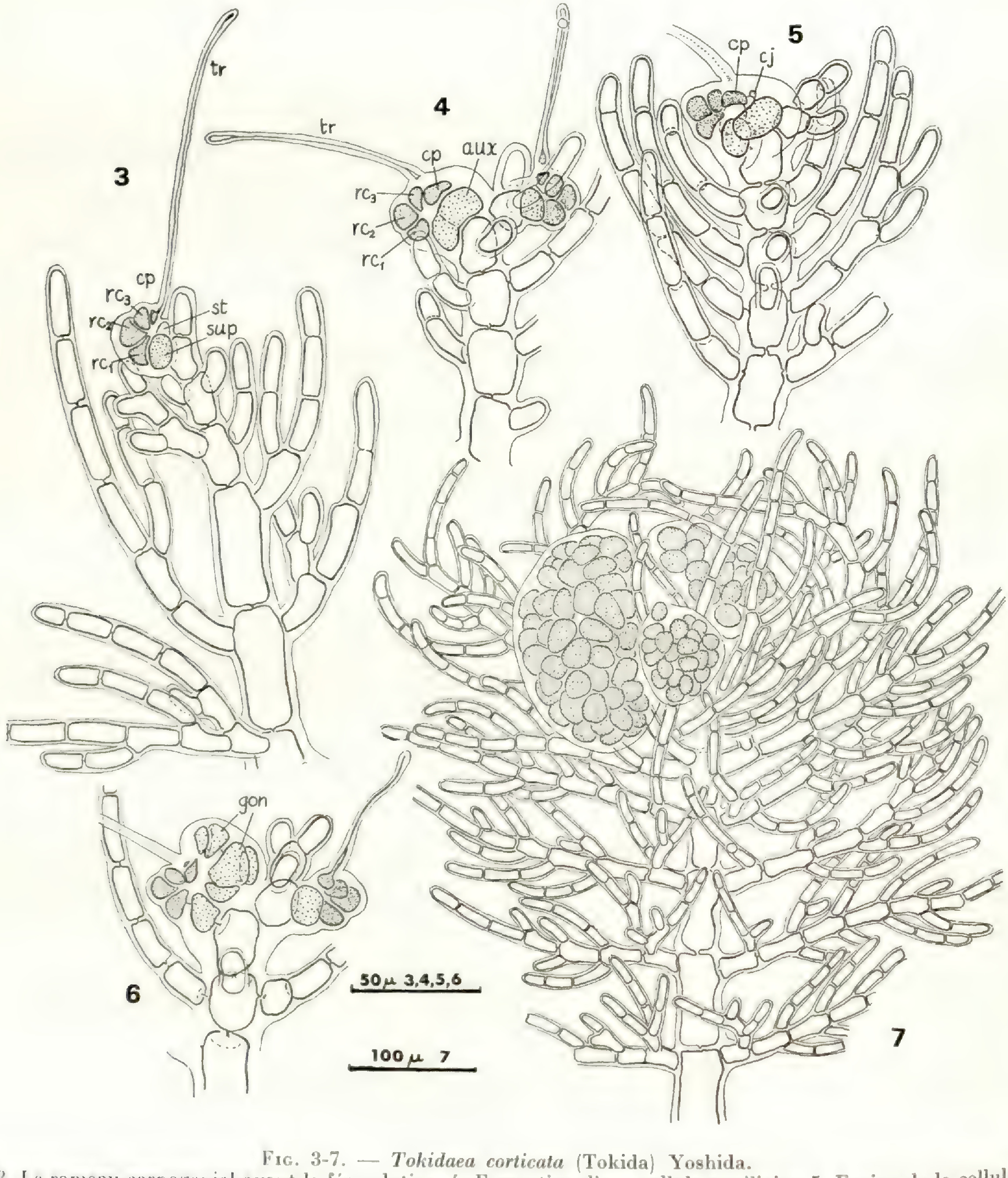


FIG. 3-7. — *Tokidaea corticata* (Tokida) Yoshida.

3. Le rameau carpogonial avant la fécondation. 4. Formation d'une cellule auxiliaire. 5. Fusion de la cellule de jonction avec la cellule auxiliaire. 6. Développement du gonimoblaste. 7. Gonimoblaste adulte.
aux, cellule auxiliaire ; cj, cellule de jonction ; cp, carpogone ; gon, gonimoblaste ; rc, rameau carpogonial ; st, cellule stérile ; sup, cellule support.

Presque toutes les cellules du gonimoblaste se transforment en carpospores. Si le carpogone n'est pas fécondé, il dégénère et seules subsistent la cellule support et la cellule stérile.

Organes mâles

Les cellules des ramules mâles se ramifient abondamment, leurs cellules terminales donnent naissance aux cellules mères des spermatocystes qui portent chacune deux ou trois spermatocystes subsphériques (fig. 8).

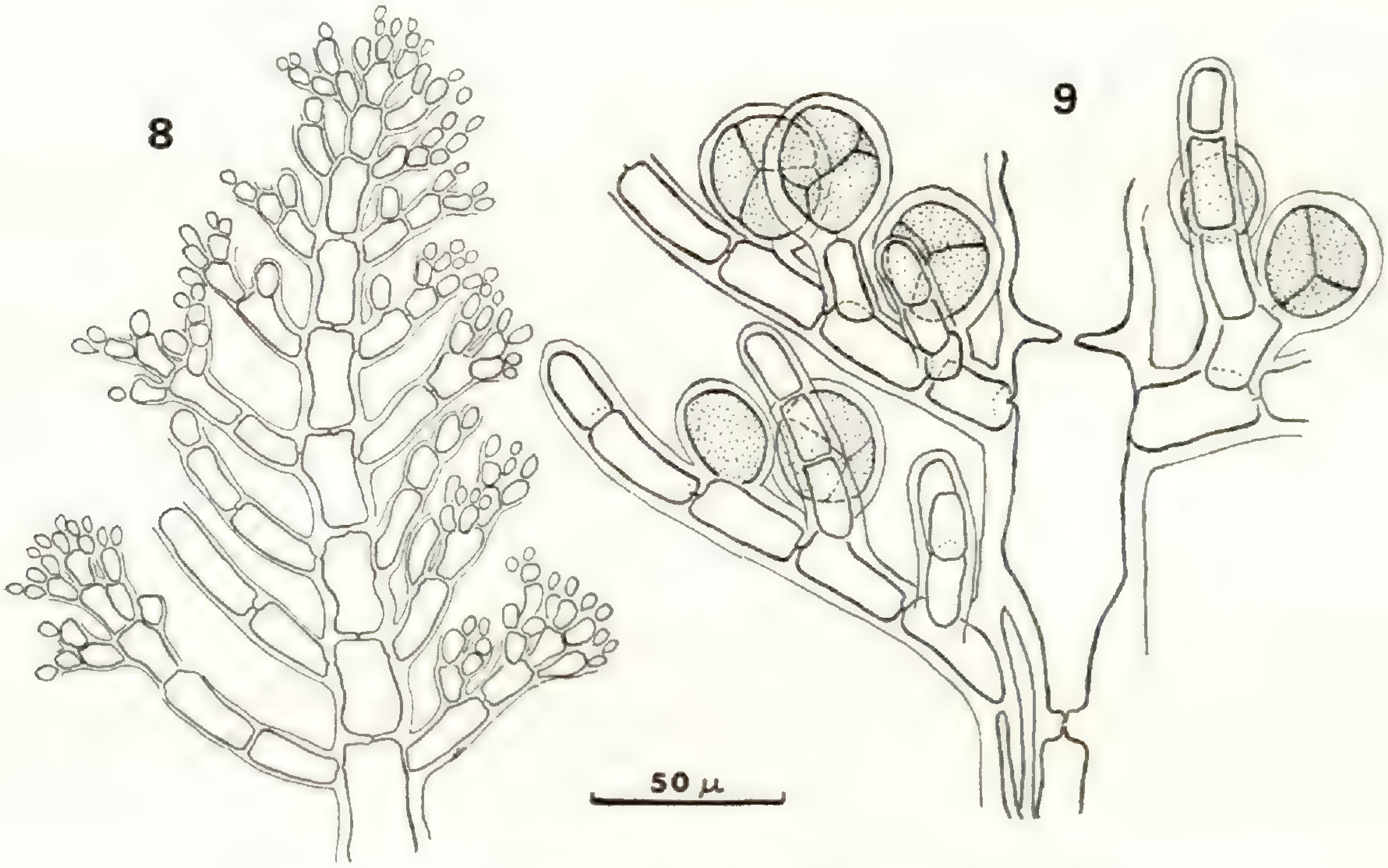


FIG. 8-9. — *Tokidaea corticata* (Tokida) Yoshida.
8. Disposition des spermatocystes. 9. Tétrasporocystes à division tétraédrique.

Tétrasporocystes

Dans la partie supérieure du thalle, les tétrasporocystes sont sessiles ou portés par un pédicelle unicellulaire sur le côté adaxial des pinnules. Dans la partie inférieure du thalle, ils sont aussi formés latéralement ou à l'extrémité des rameaux adventifs nés des filaments corticaux (fig. 9).

Les tétrasporocystes à division tétraédrique mesurent $35\mu \times 45\ \mu$ environ.

On observe rarement des sporocystes à division irrégulière sur les frondes femelles.

DISCUSSION

On sait que les Céramiales (Céramiacées, Delesseriacées, Dasyacées et Rhodomélacées) sont caractérisées par leur procarpe formé d'un rameau carpogonial quadricellulaire porté par une cellule support qui, après la fécondation, se divisera en deux pour donner

naissance à la cellule auxiliaire. La cellule support du rameau carpogonial est toujours, à l'exception des Delesseriacées de la sous-famille des Nitophylloïdées, une cellule péricentrale (ou coxale), c'est-à-dire la cellule basale d'un rameau à croissance limitée (« *Lateral* » de FRITSCH) auquel CHADEFAUD (1954) a donné le nom de pleuridie. Cette cellule coxale fertile est donc toujours insérée sur une cellule axiale d'un cladome.

KYLIN (1930) et G. FELDMANN (1940) ont montré que, chez les Céramiacées, il existait deux types de localisation des procarpes. Chez les *Antithamnion*, par exemple, la cellule support du rameaux carpogonial occupe vers le sommet des axes principaux des cladomes la position normale d'une cellule coxale d'une pleuridie, souvent réduite d'ailleurs à cette seule cellule. Chez les Ptiloteae ou chez les Spermothamnieae, par exemple, les cellules supports du rameaux carpogonial sont localisées vers l'extrémité de pinnules latérales (fig. 10). Celles-ci ne représentent donc pas de véritables pleuridies mais doivent être considérées comme des cladomes latéraux, à croissance limitée auxquels on a donné le nom de brachyblastes (J. et G. FELDMANN, 1943) ou mieux de brachycladomes (L'HARDY-HALOS, 1964).

10

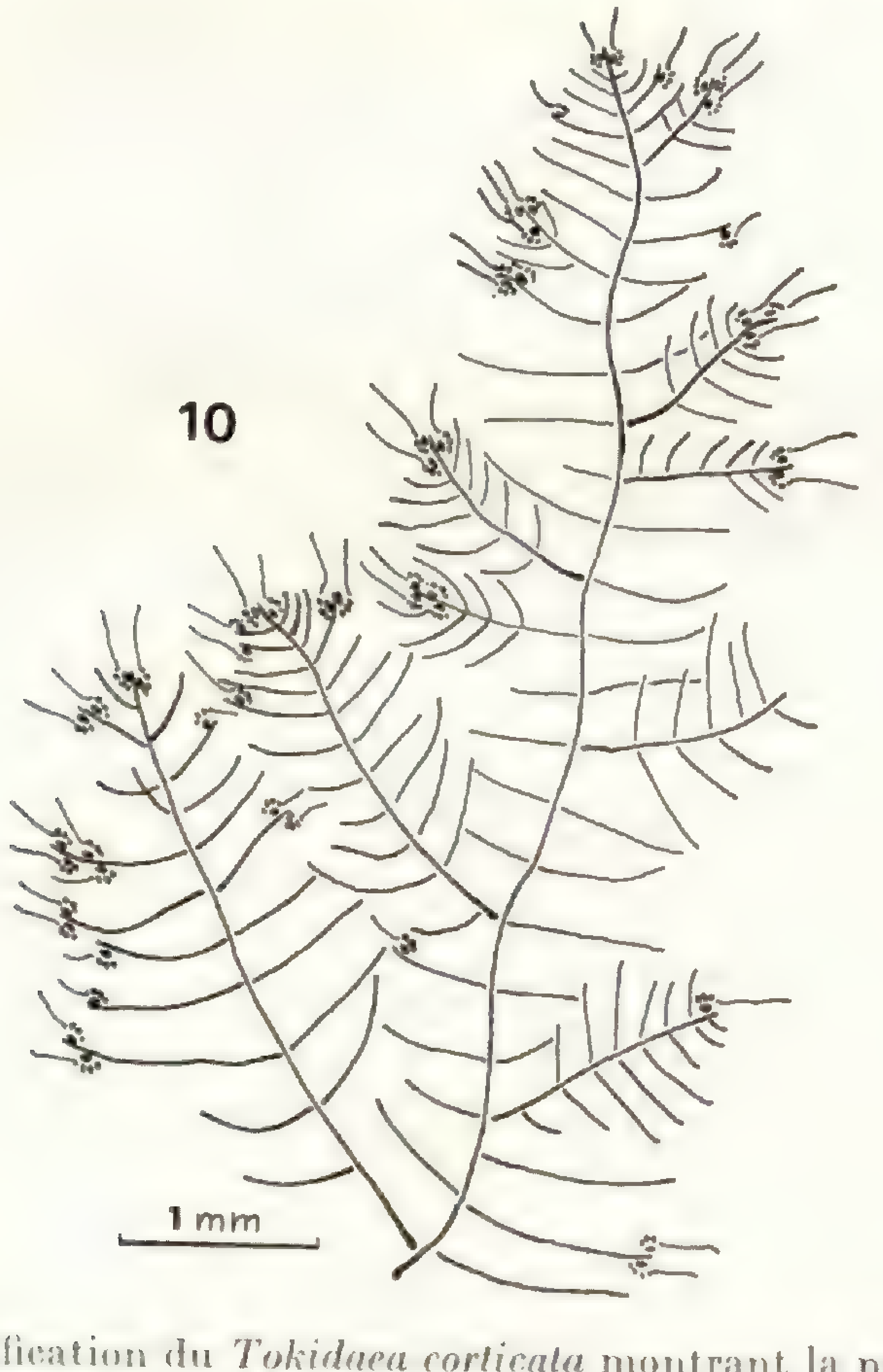


FIG. 10. — Schéma de la ramification du *Tokidaea corticata* montrant la position des procarpes. Les ramifications secondaires des brachycladomes n'ont pas été figurées.

Chez une Ptilotée, *Gymnothamnion elegans* (Schousb.) J. Ag., les cellules supports des rameaux carpogoniaux sont tantôt localisés vers l'extrémité des cladomes principaux, tantôt, et c'est le cas le plus fréquent, vers l'extrémité des pinnules constituant des brachycladomes (J. et G. FELDMANN, 1966).

Ainsi qu'on a pu le voir par la description des procarpes d'*Antithamnion corticatum* Tokida, ceux-ci sont bien différents des procarpes des autres *Antithamnion* mais correspondent tout à fait à ceux du genre *Gymnothamnion*. Le mode de développement du gonimoblaste est également très semblable à celui de *Gymnothamnion*, chez lequel, toutefois, il n'existe pas de rameaux involucraux.

Dans la description originale d'*Antithamnion corticatum*, Tokida indique que les tétrasporocystes ont une division cruciée. Mais il a observé seulement des échantillons jeunes où la division des tétrasporocystes n'était pas complète. La dimension des tétrasporocystes indiquée par Tokida est inférieure à celle de mes échantillons. En outre, sur sa figure, on ne peut pas voir si la division est cruciée. Mes échantillons mûrs montrent bien les tétrasporocystes à division tétraédrique. Tokida n'a pas signalé les rameaux latéraux courts disposés sur l'axe, perpendiculairement au plan des rameaux latéraux plus développés. Malgré ces différences, je considère que le matériel que j'ai étudié appartient bien à l'espèce décrite par Tokida.

Par l'ensemble de ses caractères, l'algue décrite par Tokida diffère nettement du genre *Antithamnion* où elle a été placée. Il s'agit d'une Ptilotée voisine du genre *Gymnothamnion*. Mais *Gymnothamnion* est moins différencié au point de vue de sa structure végétative.

Dans la tribu des Ptilotées, le mode de segmentation de la cellule permet de distinguer deux groupes : un groupe à cellule initiale à segmentation oblique comprenant les genres *Diapse*, *Euptilota*, *Georgiella*, *Neoptilota* et *Ptilota* [1] et un second groupe dont la cellule initiale se segmente transversalement avec les genres *Gymnothamnion*, *Plumaria*, *Plumariella* et *Plumariopsis*. Parmi les genres à segmentation transversale, certains ont des tétrasporocystes à division cruciée et d'autres à division tétraédrique. *Plumariella* et *Plumariopsis* appartiennent au premier groupe. Par ailleurs, des tétrasporocystes à division tétraédrique sont connus dans les genres *Gymnothamnion* et *Plumaria*. La comparaison avec ces genres de la tribu des Ptilotées montre que la plante décrite ci-dessus peut être considérée comme plus près des genres *Gymnothamnion* et *Plumaria* mais il y a des différences résumées par le tableau ci-contre.

Comme nous venons de le voir, la plante connue sous le nom d'*Antithamnion corticatum* n'appartient à aucun des genres de la tribu des Ptilotées et elle doit constituer le type d'un genre nouveau : le genre *Tokidaea* dont voici la diagnose :

Tokidaea [2] gen. nov. Ceramiacearum.

Frons erecta multiramosa plana. Incrementum apicale, cellula terminale transverse septata.

Filamenta principalia, cylindracea, paulo infra apicem rhizoidibus dense corticata. Rhizoides e cellulis inferioribus ramulorum lateralium orti et cellulis angustis et elongatis, constituti.

Cellulae filamentorum ramulos oppositos et saepe ramulos breviores perpendiculares gerentes.

Procarpia subterminalia paulo infra apicem ramulorum lateralium inserta, cellula pericentrali ramulum carpogonicum quadricellularem et cellulam sterilem unicam genrenti, constituta.

Spermatocysti ad apicem ramulis ramosis enati.

Gonimoblastus fere omnino in carposporis evolutus, et filamentis involucrantibus paucis circumductus.

1. Par la disposition de ses procarpes, découverts par Erskine (1955), le genre *Dasyptilon* G. Feldm. doit être exclu de la tribu des Ptiloteae, où il avait d'abord été placé et où Hommersand (1963) le range encore, et rapproché des Antithamnieae.

2. Dédié à Monsieur J. Tokida, Professeur honoraire à l'Université d'Hokkaido, auteur d'importantes recherches sur les algues marines du nord du Japon.

Tetrasporocysti tetraedrice divisi, sessiles aut pedicellati, lateraliter in ramulis lateralibus inserti.

SPECIES UNICA : *Tokidaea corticata* (Tokida) Yoshida comb. nov. (= *Antithamnion corticatum* Tokida, 1932. *Trans. Sapporo nat. Hist. Soc.*, 12 : 108, fig. 3-5, pl. III, b-d.

Comparaison des caractères essentiels des trois genres parmi la tribu des Ptilotées

	Plumaria	*Tokidaea*	*Gymnothamnion*
Thalle végétatif :	dressé	dressé	filaments rampants produisant des filaments dressés
Cellules axiales portant :	2 pinnules principales opposées et 2 pinnules perpendiculaires aux premières très réduites	2 pinnules opposées et 1 petite pinnule perpendiculaire aux deux premières	2 pinnules opposées
Cortication de l'axe :	par cellules courtes	par rhizoïdes	absente
Procarpes subterminaux situés :	sur les brachycladomes	sur les brachycladomes ou rarement sur les cladomes principaux	sur le brachycladome ou rarement sur les cladomes principaux
Groupe de cellules stériles (au moment de la fécondation) :	1 cellule stérile donnant naissance ensuite à un court rameau pluricellulaire	1 cellule stérile	1 ou quelques cellules stériles en forme de filament
Filaments involucraux autour du gonimoblaste :	présents	présents	absents
Tétrasporocystes à division tétraédrique :	terminaux à l'extrémité de pinnules	latéraux sur les pinnules, sessiles ou pédicellés, ou sur les pinnules nées des rhizoïdes corticants	terminaux à l'extrémité de pinnules de premier ordre ou de troisième ordre.

Plantes dressées, très ramifiées dans un même plan. La croissance des rameaux à croissance indéfinie s'effectue par une cellule initiale terminale à cloisonnement transversal. Les axes principaux cylindriques sont cortiqués, à peu de distance de leur sommet, par des rhizoïdes naissant des cellules basales des rameaux latéraux et constitués par des files de cellules longues et étroites qui cachent entièrement le filament axial. Les axes portent les rameaux latéraux opposés et souvent une autre série de rameaux courts disposés perpendiculairement aux rameaux. Procarpes subterminaux sur les rameaux latéraux (brachycladomes) à cellule support pourvue d'une cellule stérile. Gonimoblastes terminaux situés

sur les rameaux latéraux avec quelques filaments involucraux. Presque toutes les cellules du gonimoblaste se transforment en carposporocystes. Les spermatocystes prennent naissance à partir de cellules des rameaux latéraux très ramifiés. Tétrasporocystes à division tétraédrique, sessiles ou pédicellés, insérés latéralement sur les rameaux latéraux et sur les ramules. Quelquefois les tétrasporocystes sont terminaux ou latéraux sur les rameaux adventifs du cortex.

Espèce type : *Tokidaea corticata* (Tokida) Yoshida comb. nov.
Basionyme : *Antithamnion corticatum* Tokida, 1932 : 108, fig. 3-5, pl. III, b-d.
Nom japonais : Beni-hanémo
Localité type : lac Tobuchi, Saghalien
Distribution géographique : Saghalien, Hokkaido.

Remerciements

Je veux témoigner ma reconnaissance à Monsieur le Professeur et à Madame Feldmann, Université de Paris VI, qui m'ont accueilli au Laboratoire et m'ont donné des conseils. Je remercie Monsieur le Professeur Kurogi, Université d'Hokkaido, qui m'a donné la chance d'étudier les algues marines d'Hokkaido. J'ai dû confronter mes échantillons à ceux des collections du Laboratoire de Cryptogamie du Muséum national d'Histoire naturelle où j'ai trouvé auprès de Monsieur P. Bourrelly, sous-directeur, un accueil chaleureux dont je le remercie très vivement. Mes remerciements vont également à Monsieur I. Yamada, Université d'Hokkaido, qui m'a fourni des échantillons récoltés au cours de plongées en scaphandre autonome.

OUVRAGES CITÉS

Chadefaud, M., 1954. — Sur la morphologie de quelques Céramiacées. *Revue algol.*, n. sér., **1** : 71-87.

Erskine, D., 1955. — Reproduction and affinities of *Dasyptilon* (Ceramiaceae-Rhodophyceae). *Pacif. Sci.*, **9** : 292-296.

Feldmann, G., 1940. — Recherches sur les Céramiacées de la Méditerranée occidentale. Thèse, Alger.

Feldmann, J., et G. Feldmann, 1943. — Le développement et le mode de croissance de la fronde chez le *Spyridia filamentosa* (Wulf.) Harvey. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **34** : 213-221.

Feldmann, J., et G. Feldmann, 1966. — Sur le *Gymnothamnion elegans* (Schousboe) J. Ag. et la situation des organes femelles chez les Céramiacées. *Revue gén. Bot.*, **73** : 5-17.

Funahashi, S., 1966. — Marine algae from Vladivostok and its vicinity. *Bull. Jap. Soc. Phycol.*, **14** : 127-145.

Hommersand, M. H., 1963. — The morphology and classification of some Ceramiaceae and Rhodomelaceae. *Univ. Calif. Publs Bot.*, **35** : 165-366.

Inagaki, K., 1933. — Marine Rhodophyceae from Oshoro Bay. *Rep. Inst. Algol. Res.*, Hokkaido Imp. Univ., **1**.

Iwamoto, K., 1960. — Marine algae from lake Saroma, Hokkaido. *J. Tokyo Univ. Fish.*, **46** : 21-49.

Kylin, H., 1930. — Über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. *Lunds Univ. Arsskr.*, N. F. Avd. 2., **26** (6) : 1-103.

L'Hardy-Halos, M. T., 1964. — Étude morphologique et systématique de quelques Céramiacées de la Manche. Thèse 3e cycle, Paris.

Tokida, J., 1932. — On two new species of *Antithamnion* from Japan. *Trans. Sapporo nat. Hist. Soc.*, **12** : 105-113.

Manuscrit déposé le 13 juillet 1973.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 189, sept.-oct. 1973, Botanique 9 : 61-70.

Achevé d'imprimer le 30 avril 1974.

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 005 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

MISSOURI BOTANICAL
JUL 17 1974
GARDEN LIBRARY

botanique

10

N° 190 SEPTEMBRE-OCTOBRE 1973

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr. M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1973

Abonnement général : France, 360 F ; Étranger, 396 F.

Zoologie : France, 250 F ; Étranger, 275 F.

Sciences de la Terre : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Botanique : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Sciences physico-chimiques : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, no 190, septembre-octobre 1973, Botanique 10

Bryophytes exotiques

par Pierre Tixier *

Résumé. — In this paper, the second, the author gives a list of 86 species of Mosses and 46 species of Liverworts collected in Hawaii Islands, New Caledonia, New Hebrides archipelago, Southern India and Ceylon.

Nous donnons, dans cette seconde série [1], une liste de Bryophytes concernant des récoltes faites dans différents territoires de l'océan Indien et de l'océan Pacifique.

Pour le Pacifique, nous fournissons, en premier lieu, l'identification d'une petite collection du Pr Roger Heim, provenant de l'île d'Oahu, dans l'archipel des Hawaï. Les bryologues, surtout ceux du siècle dernier, ont appliqué aux Hawaï la notion d'endémisme stationnel (archipel isolé) avec trop de rigueur. En fait, beaucoup d'endémiques hawaïens correspondent à des espèces à vaste distribution dans les régions de l'océan Indien et du Pacifique.

La partie essentielle de cet article donne un troisième relevé des récoltes de Maurice Schmid et de ses collaborateurs de l'ORSTOM en Nouvelle-Calédonie et aux Nouvelles-Hébrides. Rappelons que la dernière des Hébrides (qui n'est pas Anotom mais l'île Matthew) se trouve à la latitude de l'île des Pins. Nous indiquons la liste des récoltes de F. Blasco, liste déjà donnée par ce dernier dans sa thèse sur la végétation montagnarde du sud de l'Inde.

Enfin, abordant un nouveau domaine, nous terminerons par l'énumération d'Épiphylles cinghalais, premières récoltes dans ce domaine du botaniste mauricien Tirvengadum. Ces récoltes montrent combien la flore de Lejeunéacées de l'antique Sri Lanka est proche de celle de Malaisie, au sens strict, et ce fait vient confirmer nos premières conclusions sur les distributions de certains sous-genres du genre *Cololejeunea* sous l'ensemble des tropiques.

I. HAWAÏ

Les récoltes de R. Heim ont été faites dans la forêt primitive de l'île d'Oahu.

Dicranella hochreutineri Card.

Endémique.

* *Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.*
1. Première série, voir *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 48, mai-juin 1972, Botanique 4 : 89-98.

Campylopus densifolius Angst.

Endémique très commun.

Leucobryum candidum (Brid.) Hook. f. & Wils. (= *L. gracile* Sull., *Bull. Torrey Bot. Club*, 1878, vol. sp. 12).

Espèce dont la distribution va de l'Himalaya à la Nouvelle-Zélande. Les synonymies sont à reprendre totalement.

Leucobryum pachyphyllum C. Muell.

Endémique.

Syrrhopodon hawaiicus C. Muell.

Endémique, déjà connu d'Oahu.

Rhizogonium spiniforme (Hedw.) Bruch.

Pantropical.

Homaliodendron flabellatum (Smith) Fleisch.

Asie du sud-est et Pacifique.

Daltonia contorta C. Muell.

Java, Ceylan, Luzon, Malaisie.

Thuidium hawaiiense Reich.

Endémique connu de Oahu, probablement synonyme de *T. cymbifolium* Doz. & Molk., distribuée des Indes à la Mélanésie.

II. NOUVELLE-CALÉDONIE

MOUSSES

Dicranoloma deplanchei (Duby) Par.

Mont Paeoua, sommet ouest, forêt humide, sur roche, 1 000-1 140 m, 9-VII-1970 (Mc Kee n° 22259).

Dicranoloma platyloma (Besch.) Par.

Mé Maoya, mousse épiphyte sur tronc en forêt humide, 1 450 m, 6-V-1971 (McKee n° 23691); Roche Ouainème, 650 m, VI-1971 (McKee s. n.).

Campylopus balanseanus Besch.

Prony, Rivière Bleue, au sol en forêt, 300 m, IX-1964 (Schmid s. n.) ; mont des Sources, au sol, 800 m, VII-1971 (Schmid n° 243).

Campylopus rugosus Besch.

Grand Lac sud, au sol, 29-IX-1904, Musée Colonial de Nouméa (Cribs nº 1614).

Leucobryum bowringii Mitt.

Pouébo, rupicole dans le lit d'un ruisseau, 26-V-1971 (McKee nº 23740) ; Roche Ouainème sur bois en forêt, 600 m, VI-1971 (Schmid nº 203) ; Negropo, épiphyte sur tronc au sol en forêt humide, 500-600 m, 26-VI-1971 (McKee nº 23884).

Synodontia connivens (Besch.) Broth.

(McKee nº 18272).

Synodontia pancheri (Besch.) Broth. var. **sericeus** (Besch.) Broth.

Plateau de Kouaoua, épiphyte sur tronc de *Araucaria montana*, 700 m (s. d., s. n., leg. T. Jaffré).

Eucamptodon ciliatus (Besch.) Broth.

Mont Paeoua, sommet ouest, 1 000-1 140 m, 9-VII-1970 (McKee nº 22258).

Bryum coronatum Schwaegr.

Nouméa, fissure de murs humides, 9-VII-1971 (McKee nº 23296).

Rhizogonium novae-caledoniae Besch.

Negropo, épiphyte sur tronc en forêt humide, 500-700 m, 28-VI-1971 (McKee nº 23885) ; Pouébo, rupicole dans le lit d'un ruisseau, 26-V-1971 (McKee nº 23741).

Goniobryum subbasilare (Hook.) Lindb.

(McKee nº 18272).
Genre nouveau pour la Nouvelle-Calédonie, avec la distribution : Tasmanie, île Nord de la Nouvelle-Zélande, Australie, Terre de Feu.

Hypnodendron menziesii (Hook.) Par. var. **splendidum** (Broth.) Touw.

Pouébo, mousse rupicole dans le lit d'un ruisseau, 26-V-1971 (McKee nº 23742).

Macromitrium villosum (Besch.) Broth.

Mé Ori, plateau sommital, forêt humide, 900-1 000 m, 3-XII-1969 (McKee nº 21206) ; Mé Maoya, forêt humide, 1 450 m, 6-V-1971 (McKee).
Espèce peut-être synonyme de *M. reinwardtii*.

Macromitrium pulchrum Besch. var. **aristatum** Thér.

Mont Do, pente ouest, forêt humide, 800 m, 28-X-1969 (McKee nº 21118).

Racopilum cuspidigerum (Schwaegr.) Mitt. var. **demissum** Lac.

Ile des Pins, épiphyte à la base des troncs, plateau central, 1-VI-1971 (McKee n° 23524).

Racopilum spectabile Reinw. & Hornsch.

Massif du Ninga, Pic nord-est vers 1 200 m, épiphyte à la base d'un tronc, sur *Cyathea*, 7-VI-1972 (Veillon n° 2668).

Ptychomnion aciculare Brid.

Table Unio, versant sud, rupicole en zone humide, 900 m, 12-XI-1970 (McKee n° 22890).

Calyptothecium philippinense Broth. (= *C. bernierii* Broth.).

Hauteurs de Nessadine, forêt vers 450 m, 30-VII-1969 (Schmid s. n.).

Camptochaete porotrichoides (Besch.) Broth.

Hauteurs de Nessadine, vers 300 m (Schmid s. n.).

Rhynchostegiella menadensis (Bosch & Lac.) Bart.

Néhoué, sud du Pic Ougre, rupicole au-dessus d'un ruisseau, 50 m, 28-V-1971 (McKee n° 23809).
Espèce nouvelle pour la Nouvelle-Calédonie.

Sematophyllum elaschistos (Duby) Thér.

Ile des Pins, corticole à la base d'un tronc, plateau central, 1-IV-1971 (McKee n° 23524).

Ectropothecium cupressinatum (C. Muell.) Jaeg.

Prony, Rivière Bleue, rupicole, 250 m, X-1969 (Schmid s. n.).

Ectropothecium nitidum Thér.

Negropo, sur bois, au sol, en forêt humide, 500-700 m, 28-VI-1971 (McKee n° 23884).

Hépatiques

Schistochila aligera (Nees & Blume) St.

Prony, Rivière Bleue, rupicole en forêt, 300 m, 28-IX-1967 (SCB n° 100) ; mont Mou, forêt humide, sur sol et tronc, 1 150 m, 19-II-1939 (Virot n° 17).

Schistochila philippinensis (Mont.) Jack & St.

Mont Mou, en forêt, au sol, 1 150 m, 19-II-1939 (Virot n° 6).
Espèce nouvelle pour la Nouvelle-Calédonie.

Bazzania limbata (St.) P. Tx. nov. comb. (= *Mastigobryum limbatum* St. *Sp. Hep.*, 1924, t. VI, p. 472).

Ouinné, vers 1 000 m, 6-XII-1964 (Schmid, n° CR 8) ; Prony, plateau nord vers 300 m, X-1903 (L. Cribs n° 1624).
Connu des monts Koghis.

Bazzania deplanchei (St.) P. Tx. nov. comb. (= *Mastigobryum deplanchei* (G. ms) St. *Sp. Hep.*, 1908, t. III, p. 505).

Ouinné, sous forêt, corticole, 900 m, 6-XII-1964 (Schmid n° 10).
Connu du mont Mi.

Radula formosa (Meissner) Nees

Mont Mou, forêt humide supérieure, 1 000 m, 10-IX-1938 (Virot n° 23).
De Java à Tahiti, connu des monts Koghis.

Cololejeunea mouensis nov. sp.

Mont Mou, forêt humide supérieure, 1 000 m, 10-IX-1958 (Virot n. s.).
Espèce du sous-genre *Cryptolejeunea.*

Leptolejeunea epiphylla (Mitt.) St.

Iles Loyauté, Lifou, région de Vé, épiphylle en falaise, IX-1971 (Schmid n° 244).

Frullania deplanchei St.

Prony, Sébertville, sur hématite au niveau de la mer, XII-1903 (L. Cribs n° 1475) .

III. NOUVELLES-HÉBRIDES

Mousses

Ceratodon purpureus (L.) Brid.

Tanna, mont Toukosmereu, vers 400 m, sur sol découvert, VIII-1971 (Schmid n° 221).

Leucoloma subtenuifolium Broth. & Watts

Anotom, centre sud-est, corticole, en forêt, vers 500 m, 23-VIII-1971 (Schmid n° 225).

Leucobryum bowringii Mitt.

Anotom, Ouganaerck, Mousses fructifiées en forêt basse de crête, 16-V-1971 (Schmid n° 201).

Arthrocormus schimperii Doz. & Molk.

Anotom, base de tronc, vers 550 m, 20-VII-1971 (Schmid n° 224).

Syrrhopodon tristichus Nees

Tanna, Toukosmereu, en forêt de crête, 1 080 m, 26-XII-1971 (Schmid n° 216).

Thyridium fasciculatum (Hook. & Grev.) Fleisch.

Anotom (Schmid n° 230).

Calymperes chamaeleonteum C. Muell.

Anotom, Inrero (sud-ouest), tronc couché, en forêt, 17-V-1971 (Schmid n° 198).

Hydrogonium comosum (Doz. & Molk.) Hilp.

Espiritu Santo, berge de l'Apouna, rupicole sur calcaires, 27-VIII-1971 (Veillon n° 2324).

Rhizogonium setosum (Mitt.) Mitt.

Tanna, Toukosmereu, base de tronc, forêt de crête, 900-1 000 m, 28-VII-1971 (Schmid n^os^ 217, 218) ; Anotom, sur tronc dans une clairière, 17-V-1971 (Schmid, n° 202) ; *idem*, épiphyte, 500-600 m, 17-V-1971 (Schmid n° 209) ; *idem.*, forêt sublittorale, sur bois mort, 22-VII-1971 (Schmid n° 223).

Rhizogonium spiniforme (L.) Bruch

Espiritu Santo, crête nord du Tabewasana, vers 1 800 m, terrestre, sur litière, formation sommitale à *Vaccinium*, 4-IX-1971 (Veillon n° 2333).

Hypnodendron vitiense Mitt. spp. **vitiense**

Espiritu Santo, crête nord du Tabewasana, vers 1 500 m, terrestre, sur litière en forêt humide à *Metrosideros villosa*, sur andésites, 4-IX-1971 (Veillon n° 2332).

Spiridens flagellosus Schimp.

Espiritu Santo, crête nord du Tabewasana, vers 1 300 m, épixyle sur *Dicksonia*, forêt à *Metrosideros villosa*, 4-IX-1971 (Veillon n° 2327) ; Anotom, sur tronc en forêt, Ouganaerck, 500 m, 16-V-1971 (Schmid n° 199) ; sur tronc, en forêt à Mousses, 600 m, 23-VII-1971 (Schmid n° 208).

Macromitrium reinwardtii Schwaegr.

Anotom, Inrero (sud-ouest), tronc couché, en forêt, vers 350 m, 17-V-1971 (Schmid n° 198).

Macromitrium salakanum C. Muell.

Nouvelles-Hébrides.

Macromitrium sulcatum (Hook.) Brid.

Anotom, centre sud, corticole, en forêt néphéliphile, 23-VII-1971 (Schmid n° 228).

Euptychium gunnii Broth. & Watts

Anotom, centre sud-est, corticole, vers 500 m, 23-VII-1971 (Schmid nº 225).

Symphysodon vitianus (Sull.) Broth.

Anotom, Inrero, vers 400-500 m, 17-V-1971 (Schmid nº 194).

Meteorium miquelianum (C. Muell.) Fleisch.

Tanna, forêt néphéliphile, 28-VII-1971 (Schmid nº 236).

Aerobryopsis longissima (Doz. & Molk.) Fleisch.

Tanna, mont Toukosmereu, vers 1 000 m (Schmid nº 241).

Floribundaria floribunda (Doz. & Molk.) Fleisch.

Iles Banks (s. d., s. n.).
Espiritu Santo, Malao, sur tronc en forêt sublittorale, 27-VII-1971 (Veillon nº 2320).
Efatu, propriété Gaillanche, vers 80 m, base de tronc, 15-VII-1971 (Schmid nº 220).
Anotom, Mousse en draperie au-dessus du ruisseau, en forêt, 80 m, 23-VII-1971 (Schmid nº 222).

Neckeropsis lepineana (Mont.) Fleisch.

Anotom, Inrero, corticole, vers 400-500 m, 17-V-1971 (Schmid nº 194).

Homaliodendron flabellatum (Smith.) Fleisch.
Nouvelles-Hébrides.

Homaliodendron microdendron (Mont.) Fleisch.

Espiritu Santo, arrière de Malao, épiphyte sur troncs, en forêt secondaire, 27-VIII-1971 (Veillon nº 2331).

Camptochaete porotrichoides (Besch.) Broth.

Anotom, Inrero, vers 400-500 m, 17-V-1971 (Schmid nº 194 bis).

Chaetomitrium torquescens Bosch. & Lac.

Nouvelles-Hébrides, forêt à Mousses, 600 m, 20-VII-1971 (Schmid nº 232).

Thuidium glaucinum (Mitt.) Jaeg.

Espiritu Santo, arrière de Malao, épiphyte sur tronc, forêt secondaire humide, 27-VIII-1971 (Veillon nº 2321).
Anotom, Inrero, 400 m, rupicole, en forêt, V-1971 (Schmid nº 197).

Thuidium meyenianum (Hpe) Doz. & Molk.

Espiritu Santo, arrière de Malao, en association avec l'espèce suivante ; sur tronc, en forêt secondaire, 27-VIII-1971 (Schmid n° 2322).

Pelekium velatum Mitt.

Idem (Schmid n° 2323).

Trismegistia complanatula (C. Muell.) C. Muell.

Anotom (Schmid n^{os} 210, 239).

Acroporium turgidum (Doz. & Molk.) Fleisch.

Tanna, Toukosmereu, entre 10 et 1 000 m, 23-VII-1971 (Schmid n^{os} 212, 235, 238).

Trichosteleum hamatum (Doz. & Molk.) Jaeg. var. **semimamillosus** (C. Muell.) Gard.

Tanna, mont Toukosmereu, forêt, vers 1 000 m, 28-VII-1971 (Schmid n° 219).
Anotom, ouest de Ouganaerck, en forêt dense de côte (Schmid n° 201).

Ectropothecium aubertii Thér.

Tanna, mont Toukosmereu, corticole, en forêt, 900-1 000 m, 28-VII-1971 (Schmid n° 213).

Isopterygium pohliaecarpum (Sull. & Lesq.) Jaeg.

Espiritu Santo, berges de l'Apouna, Mousses plus ou moins immergées sur rochers calcaires, 30-VIII-1971 (Veillon n° 2325).

Pogonatum circinatum Besch.

Espiritu Santo, crête nord du Tabewasana, vers 1 500 m, terrestre ou rupicole en forêt humide à *Metrosideros villosa*, sur andésites, 4-IX-1971 (Veillon n° 2331).

Hépatiques

Marchantia cf. **lamellosa** Hpe

Espiritu Santo, berges de l'Apouna, vers 150 m, rupicole sur calcaires, 27-VIII-1971 (Veillon n° 2324).

Plagiochila sp.

Espiritu Santo, crête nord du Tabewasana, vers 1 300 m, forêt à *Metrosideros villosa*, 4-IX-1971 (Schmid n^{os} 2328, 2330).
Tanna-Anotom, juillet 1971 (Schmid n° 227).

Bazzania cf. **aneityense** (St.) P. Tx. nov. comb. (*Mastigobryum aneityense* St., *Sp. Hep.*, 1924, t. VI, p. 452).

Anotom, vers 600 m, associé à *Spiridens flagellosus*, 23-VII-1971 (Schmid n° 208).

Bazzania serrifolium (St.) P. Tx. nov. comb. (*Mastigobryum serrifolium* St., *Sp. Hep.*, 1908, t. III, p. 484)

Anotom, centre sud, forêt néphéliphile, 600 m (Schmid n^{os} 229, 240).

Bazzania spiralis (Reinw., Blume, Nees) Meijer

Anotom, centre sud, forêt néphéliphile, 600 m (Schmid n^{os} 229, 240).

Lepidozia trichodes (Reinw., Blume, Nees) Nees

Espiritu Santo, pente nord du Tabewasana, vers 1 500 m, corticole en forêt primaire à *Metrosideros villosa*, 4-IX-1971 (Veillon n^{o} 2329).
Tanna, mont Toukosmereu, 900-1 000 m, en forêt, 28-VII-1971 (Schmid n^{os} 215, 236).
Anotom VII-1971 (Schmid n^{o} 207).

Schistochila acuminata St.

Tanna, mont Toukosmereu, corticole en forêt de crête, vers 1 050 m, 28-VII-1971 (Schmid n^{o} 214).
Correspond bien à la plante de Mindanao.

Chandonanthus hirtellus (Web.) St.

Espiritu Santo, crête nord du Tabewasana, vers 1 300 m, corticole en forêt à *Metrosideros villosa*, 4-IX-1971 (Veillon n^{o} 2328).

Mastigophora diclados Endl.

Anotom, centre sud, forêt néphéliphile, 600 m, 25-VII-1971 (Schmid n^{os} 227, 229).
Sud de l'archipel (Schmid n^{o} 240).

Trichocolea pluma Mont.

Anotom, forêt de crête, 550 m, VII-1971 (Schmid n^{os} 209-226).

Trichocolea cf. **tamina** St.

Anotom, Inrero, forêt clairière, au sol, 17-V-1971 (Schmid n^{o} 196).

Cololejeunea aff. **filicaulis** St.

Anotom, 600 m, sur rameaux de *Guettarda*, 23-VII-1971 (Schmid s. n.).
Espèce allant de l'Afrique (Cameroun) à la Mélanésie, avec des degrés de vicariance relativement faibles.

Drepanolejeunea cf. **yulensis** St.

Anotom (s. d., s. n.).

Lejeunea albescens (St.) Miz.

Anotom, Inrero, sur tronc, en forêt, 17-V-1971 (Schmid n^{o} 198).

Leptolejeunea vitrea (Nees) St.

Anotom, 600 m, épiphylle sur *Lycopodium* (Schmid n° 211).

Microlejeunea cucullata (Nees) St.

Anotom, 600 m, sur rameaux de *Guettarda*, 23-VII-1971 (Schmid s. n.).

Pycnolejeunea anotomea nov. sp.

Anotom, en mélange avec l'espèce précédente.

Ptychantus striatus (Lehm. & Lindenb.) Nees

Espiritu Santo, nord-ouest de Cotamtam, base de tronc, en forêt secondaire humide, au sol, vers 600 m, 3-IX-1971 (Veillon n° 2336).

Taxilejeunea patersonii (St.) Eifrig

Sud de l'archipel (Schmid n° 240).

Frullania apiculata Auct.

Anotom, 600 m, sur rameaux de *Guettarda*, 23-VII-1971 (Schmid s. n.).

Frullania intermedia (Reinw., Blume, Nees) Dum.

Tanna, mont Toukosmereu, forêt népheliphile, 23-VII-1971 (Schmid n° 235).
Anotom, forêt à Mousses, 600 m, 20-VII-1971 (Schmid n° 232).

Frullania regularis Schiffn.

Anotom, sud-ouest, 350-400 m, 17-V-1971 (Schmid n° 200).

Frullania ternatensis Gott.

Anotom, centre sud, corticole, en forêt népheliphile, 23-VII-1971 (Schmid n° 228).

IV. SUD DE L'INDE (PALNI HILLS)

Mousses

Récoltes de F. Blasco (Institut Français de Pondichéry).

Wilsoniella pellucida (Wils.) C. Muell.

Palni, versant nord, sur sol forestier, 1 900 m, 20-I-1969 (n° 1740).

Brachymenium nepalense Hook.

Poombarai Forest Bungalow, sur *Acacia*, 1 950 m, 19-I-1969 (n° 1742).

Rhodobryum giganteum (Hook.) Par.

En forêt, 2 100 m, 26-VIII-1967 (n° 287).

Webera scabridens (Mitt.) Jaeg. (= *W. humicola* Dix. & Varde, *Arch. Bot.*, 1927, 1 (8-9), 169, 2)

Parikombai, rochers ensoleillés et humides, 1 900 m, 20-I-1969 (n° 1744).

Mnium rostratum Schr.

Roir Point, forêt ripicole, 28-VIII-1967 (n° 1748) ; Kukkal, épiphyte, en forêt, 1 950 m, 19-I-1969 (n° 1745).

Rhizogonium spiniforme (L.) Bruch.

Bear Shola, au sol, 2 150 m, 20-V-1969 (n° 1739) ; épiphyte, en station ripicole, 1 700 m, 10-V-1967 (n° 1746).

Trachypus bicolor Reinw. & Hornsch.

En forêt, sur bois au sol, 2 100 m, V-1969 (n° 1747).

Barbella determesii (Ren. & Card.) Fleisch.

Roir Point, forêt ripicole, 28-I-1969 (n° 1748) ; Kukkal, en forêt, 2 100 m, 18-VI-1969 (n° 1757).

Thuidium glaucinum (Mitt.) Jaeg.

Kukkal, épiphyte en forêt, 1 950 m, 19-I-1969 (n° 1745) ; épiphyte, en station ripicole, 1 700 m, 10-V-1967 (n° 1746).

Campylodontium flavescens (Hook.) Bosch & Lac.

Roir Point, forêt ripicole, 28-VIII-1967 (n° 1748) ; en forêt, sur bois au sol, 2 100 m, V-1969 (n° 1747).

Erythrodontium julaceum (Hook.) Par.

Palni, versant est, rochers en forêt claire, 1 200 m, 21-I-1969 (n° 1741).

Eurynchium vagans (Harv.) Bart.

Palni Hills, en forêt, sur bois au sol, 2 100 m, V-1969 (n° 1747).

Pogonatum teysmannianum (Doz. & Molk.) Bosch & Lac.

Palni Hills, près de Lac Berijan, sur rochers, 2 200 m, 15-V-1969 (n° 1738).

V. SRI LANKA

Toutes les récoltes cinghalaises que nous avons examinées ne portent pas d'indication de localité.

MOUSSES

Braunfelsia scariosa (Wils.) Par.
Blasco (n° 1765).

Rhizogonium spiniforme (Hedw.) Bruch.
Blasco s. n.

Groutiella goniorrhyncha (Doz. & Molk.) Wijk & Marg.
Blasco (n[os] 1758, 1761, 1763, 1766).

Racopilum schmidii (C. Muell.) Mitt.
Épiphyte (Tirvengadum s. n.).

Aerobryopsis longissima (Mont.) Fleisch.
Épiphylle (Tirvengadum s. n.).

Meteriopsis squarrosa (Hook.) Fleisch.
Épiphylle (Tirvengadum s. n.).

Homaliodendron exiguum (Bosch & Lac.) Fleisch.
Épixyle (Tirvengadum s. n.).

Isopterygium pohliaecarpum (Sull. & Lesq.) Mitt.
Blasco (n° 1760).

Atrichum aculeatum Card. & Varde
Épixyle Tirvengadum, endémique de la dition.

HÉPATIQUES

Cette liste ne concerne que des espèces épiphylles dues aux récoltes de M. TIRVENGADUM. Nos renseignements sur les Lejeunéacées cinghalaises étant relativement peu importants et anciens, nous donnons les distributions et indiquons les espèces nouvelles pour le Sri Lanka *.

Radula acuminata St.

De Ceylan à la Malaisie occidentale.

***Cololejeunea falcatoides** Bx.

Sumatra, Java, Bornéo, Thailande, Cambodge, Célèbès, Luzon.

***Cololejeunea gynophthalma** Bx.

De Ceylan à la Nouvelle-Calédonie. Espèce pantropicale si on joint à cette distribution celle de son espèce-jumelle *C. appressa.*

Cololejeuna aff. **lanciloba** St.

***Cololejeunea pseudofloccosa** (Hor.) Bx.

Japon, Chine, Vietnam, Cambodge, Java.

***Cololejeunea triapiculata** (Herz.) P. Tx.

Malaisie, Java, Sumatra.

Colura acroloba (Mont.) S. J. A.

De Ceylan à la Nouvelle-Calédonie.

Hygrolejeunea discreta (Ldbg.) St.

Ceylan, Sumatra, Java, Moluques.

Leptolejeunea epiphylla (Mitt.) St.

De Ceylan à la Nouvelle-Calédonie et Tahiti.

***Leptolejeunea vitrea** (Nees) St.

Malaisie, Chittagong, Sumatra, Java, Bornéo, Philippines, Moluques, Cambodge, Nouvelles-Hébrides.

Lopholejeunea subfusca (Nees) St.

Asie et Océanie tropicales.

* **Harpalejeunea indica** St.

Sud de l'Inde.

***Taxilejeunea dipterota** Eifrig

Malabar, Sumatra, Java.

Frullania moniliata (Reinw., Blume, Nees) Mont., spp. **obscura** Verd.

Sud de l'Inde, Ceylan, Chine, Japon, Philippines, sud Indochinois.

Manuscrit déposé le 4 mai 1973.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., n° 190, sept.-oct. 1973, Botanique 10 : 73-86.

Achevé d'imprimer le 30 avril 1974.

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 005 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

MISSOURI BOTANICAL
JUL 17 1974
GARDEN LIBRARY

botanique

11

N° 191 SEPTEMBRE-OCTOBRE 1973

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. VACHON.

Comité directeur : Prs Y. LE GRAND, C. LÉVI, J. DORST.

Rédacteur général : Dr. M.-L. BAUCHOT.

Secrétaire de rédaction : Mme P. DUPÉRIER.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. HALLÉ.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1973

ABONNEMENT GÉNÉRAL : France, 360 F ; Étranger, 396 F.
ZOOLOGIE : France, 250 F ; Étranger, 275 F.
SCIENCES DE LA TERRE : France, 60 F ; Étranger, 66 F.
ÉCOLOGIE GÉNÉRALE : France, 60 F ; Étranger, 66 F.
BOTANIQUE : France, 60 F ; Étranger, 66 F.
SCIENCES PHYSICO-CHIMIQUES : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, no 191, septembre-octobre 1973, Botanique 11

Contribution à l'étude de la Flore forestière de Madagascar

Notes sur le genre *Terminalia* L.

par † R. Capuron *
(CTFT Madagascar)

Les premières espèces de *Terminalia* propres à la Grande Ile ont été décrites par Poiret et Lamarck sur des récoltes effectuées par d'anciens voyageurs naturalistes parmi lesquels nous signalerons Commerson, Poivre, Thuillier, Thouars. Il fallut attendre un demi-siècle avant que de nouvelles études viennent enrichir la connaissance des Combrétacées malgaches ; c'est en effet en 1857 que Tulasne, étudiant les récoltes de Boivin, Bernier, Richard et Pervillé, décrivit une douzaine de nouvelles espèces. Trois quarts de siècle s'écoulent encore avant que Danguy, en 1923, fasse connaître le *Terminaliopsis tetrandrus*. Enfin, en 1953, Perrier de la Bathie, reprenant tout le matériel ancien et le matériel provenant de récoltes récentes, donnait une révision du genre que devait suivre, en 1954, le fascicule correspondant de la Flore de Madagascar et des Comores.

Depuis lors, les matériaux d'herbier concernant le genre *Terminalia* se sont considérablement enrichis ; il est apparu, d'une part, que dans ce matériel il y avait plusieurs espèces nouvelles que Perrier n'avait pu étudier et que, d'autre part, certaines conceptions de cet auteur méritaient d'être soit précisées, soit amendées. C'est le but que nous nous proposons dans ces notes. Avant de passer à l'examen des espèces nous voudrions donner quelques indications générales sur le genre tel qu'il se présente à Madagascar et sur quelques particularités dont nous nous servirons dans l'établissement du groupement des espèces. Ces considérations ont surtout trait au mode de croissance des rameaux latéraux et à la constitution des inflorescences. Nous examinerons aussi quelques autres caractères concernant l'écorce, la pubescence, les feuilles et leur groupement, les fruits, etc.

I. — MODE DE CROISSANCE DES RAMEAUX LATÉRAUX

Les *Terminalia* malgaches se laissent diviser en deux groupes, auxquels correspondent, en règle générale, deux ensembles de noms vernaculaires : d'une part les « Taly » (avec les dérivés Taliala, Mantaly, Mantaliala, Mantady) et Atafana (avec les dérivés Atafanala et Tafanala), d'autre part les « Fatra » (avec Voafatra, Voafatrala) ou Voampirakitra ou Amaninomby.

* *Reçu pour la publication par J. Bosser, ORSTOM, Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.*

A chacun de ces deux groupes, pour lesquels nous ne conserverons que les noms de « Taly » ou de « Fatra », correspond un mode de ramification : sympodial dans les « Taly », monopodial dans les « Fatra ». Donnons quelques éclaircissements à ce sujet :

A — Croissance sympodiale

Dans ce groupe d'espèces (citons comme exemples : *T. catappa*, *T. mantaly*, *T. divaricata*, etc.) l'accroissement en longueur des branches se fait essentiellement par développement de pousses latérales naissant à l'aisselle des feuilles. Ces pousses latérales, qui acquièrent en très peu de temps leur longueur presque définitive, sont constituées d'une longue partie basale dépourvue de feuilles et d'une courte ou très courte partie terminale portant des feuilles groupées en bouquet plus ou moins dense. Les nouvelles pousses, qui ont une constitution identique à cette dernière, naissent de bourgeons situés à l'aisselle des feuilles. Jamais nous n'avons observé le bourgeon apical des rameaux donner naissance à une pousse. Certes, le bourgeon apical continue à fonctionner pendant de nombreuses années et donne, à chaque saison de végétation, un nouveau bouquet de feuilles ; il peut ainsi en s'accroissant un peu tous les ans finir par devenir plus long que la partie basale qui était primitivement la plus développée. En quelque sorte on peut dire qu'ici chaque élément de rameau est constitué de deux parties : un rameau long basal, toujours dépourvu de feuilles, et un rameau court terminal portant à son sommet les feuilles groupées en bouquet plus ou moins dense.

Ce mode de croissance des rameaux latéraux, joint à celui de la tige principale (qui, lui, est monopodial), donne aux espèces de ce groupe leur port très particulier, au moins dans leur jeune âge : les branches forment des étages successifs dont la régularité est souvent très frappante.

Notons, pour en terminer avec ce groupe, que durant leurs premières années d'existence, chacun des ensembles rameau long basal + rameau court terminal affecte un peu la forme d'une massue : le rameau court est en général d'un diamètre un peu plus grand que le rameau long (ce caractère est très net dans *T. rhopalophora*). Par la suite c'est l'inverse qui se produit car seul le rameau long s'accroît en diamètre ce qui n'est pas le cas du rameau court ; aussi peut-on voir fréquemment à la surface de branches ayant déjà atteint un assez fort diamètre (5-10 cm par exemple) des bouquets de feuilles régulièrement espacés terminant de courts rameaux de très faible diamètre ; l'intervalle entre ces bouquets de feuilles correspond à la longueur des rameaux longs primitifs.

B — Croissance monopodiale

Terminalia batraea et *T. gracilipes*, pour n'en citer que deux, nous fourniront des exemples de ce mode de croissance. Les pousses d'élongation, grêles en général, portent, sur toute leur longueur, des feuilles régulièrement espacées. A la période de végétation suivante le bourgeon apical de ce rameau et les bourgeons axillaires des feuilles peuvent donner des pousses semblables au rameau mère (appellons-les des rameaux longs) ; mais tous ces bourgeons peuvent aussi donner naissance à des rameaux courts munis de feuilles densément groupées en bouquet ; ces rameaux courts, qui seront donc soit terminaux, soit latéraux, peuvent, durant des années, fonctionner « au ralenti ». Mais, et c'est ici qu'inter-

vient la différence fondamentale avec le groupe précédent, le bourgeon apical de ces rameaux courts conserve toujours la possibilité de donner naissance à un rameau long.

Dans le groupe des « Fatra » les branches ne sont jamais disposées régulièrement en étages et le houppier de ces espèces est toujours constitué de branches et de rameaux plus ou moins enchevêtrés.

II. — CONSTITUTION DES INFLORESCENCES

Dans tous les *Terminalia* de Madagascar les inflorescences sont des grappes ou des épis à axe simple, axillaires des feuilles des rameaux courts. Sur les axes, les fleurs sont insérées isolément à l'aisselle d'une bractée généralement tôt caduque. Les fleurs sont soit hermaphrodites, soit mâles par avortement.

A — Groupe des « Taly »

Presque toutes les espèces de ce groupe ont des inflorescences constituées de deux sortes de fleurs : les fleurs insérées vers le bas de l'axe sont hermaphrodites, celles du haut sont mâles, les premières en général beaucoup moins nombreuses que ces dernières.

Font exception à cette règle, d'une part *T. perrieri* où toutes les fleurs sont hermaphrodites et d'autre part *T. catappa* et *T. tropophylla* où, à côté d'inflorescences normales, il semble en exister parfois qui soient entièrement mâles.

B — Groupe des « Fatra »

Ici, toutes les fleurs sans exception sont hermaphrodites.

III. — AUTRES CARACTÈRES

A — Écorce du tronc

L'écorce est toujours fibreuse (d'où les noms de Taly, Tady, Mantaly, etc. qui signifient corde, lien, qui fournit des liens). Sur tranche, elle est de couleur jaune ou olivâtre.

Sur le terrain l'aspect extérieur de l'écorce fournit parfois d'excellents caractères permettant de séparer des espèces très voisines par leur port et leur feuillage. Citons les cas les plus typiques :

1 — Écorce lisse, avec tout au plus de fins sillons longitudinaux dans lesquels sont disposées les lenticelles. C'est le cas de *T. mantaly*, *T. mantaliopsis*, *T. tricristata*, *T. rhopalophora*, *T. ankaranensis*, etc. et de la majorité des « Fatra » (sauf *T. diversipilosa* et probablement aussi *T. flavicans*).

2 — Écorce à rhytidome se détachant en lanières assez étroites séparées par des sillons assez profonds. Ce type, que nous désignons sous le nom de type Vigne et qui se rencontre chez un certain nombre d'arbres malgaches (*Rhigozum madagascariense*, *Dodonaea*

madagascariensis, etc.), caractérise *T. cyanocarpa* et *T. pauciflora*. Dans *T. subserrata* les sillons deviennent très profonds, l'écorce étant ainsi profondément crevassée ; on passe alors au type suivant.

3 — Écorce très profondément crevassée mais rhytidome persistant. C'est le cas de *T. monoceros*.

4 — Écorce du type Platane : le rhytidome se détache par plaques relativement minces, de forme plus ou moins circulaire ou irrégulière ; les cicatrices laissées par la chute de ces plaques sont en général bien délimitées et leur teinte varie suivant leur ancienneté. Ce type, extrêmement fréquent à Madagascar (surtout dans l'Ouest) dans les familles les plus variées, se rencontre chez *T. seyrigii*, *T. divaricata*, *T. disjuncta*, *T. calcicola*, *T. neotaliala*, *T. sulcata*, *T. disversipilosa* (et probablement aussi *T. flavicans*).

Faute d'observations suffisantes nous n'avons pas indiqué pour toutes les espèces les caractères de l'écorce. Parfois, d'ailleurs, les caractères sont peu tranchés et assez difficiles à définir.

Signalons que sur les ramules aoûtés d'un ou deux ans le rhytidome se détache en longs filaments. Ce phénomène s'observe dans toutes les espèces et ne peut donc fournir de critère pour les déterminations.

B — Pubescence

Dans toutes les espèces, sauf une, les très jeunes ramules et les très jeunes feuilles sont munis d'une pubescence dense, constituée de poils apprimés contre leur support et leur donnant un aspect plus ou moins soyeux ; seul *T. calophylla* a des organes jeunes glabres (ou avec quelques poils très rares). Ces poils sont caducs ou au contraire persistent plus ou moins sur les organes adultes.

Les axes des inflorescences et la face externe du réceptacle (ovaire et calice) sont glabres ou poilus, ce qui peut fournir parfois des caractères de reconnaissance. Signalons cependant que dans quelques espèces (*T. cyanocarpa*, *T. calcicola*, *T. rhopalocarpa*, *T. tropophylla*) l'ovaire, suivant les individus, peut être pubescent ou totalement glabre. Nous renvoyons le lecteur au travail de Stace (1965) où il trouvera d'amples détails sur les caractères de la pubescence chez les Combrétacées et les *Terminalia* en particulier. Signalons que *T. pauciflora*, sur son ovaire tout au moins, présente des poils à deux branches et compartimentés à la base ; des poils de ce type n'avaient pas été observés chez les *Terminalia* mais seulement chez les *Strephonema*.

C — Feuilles

Comme M. E. Griffiths (1959) nous avons, dans nos clés, utilisé un caractère fourni par le groupement des feuilles sur les rameaux courts. Dans la majorité des espèces les feuilles sont groupées en bouquets très denses : les cicatrices laissées par leur chute sont pratiquement contiguës. Dans d'autres espèces au contraire les feuilles sont plus ou moins lâchement espacées. Ce caractère ne doit cependant être manié qu'avec prudence dans certains cas (*T. catappa*, *T. tropophylla* par exemple) car, suivant la vigueur des rameaux courts, les deux types de groupements peuvent se rencontrer sur le même individu.

Il serait trop long de s'étendre sur les caractères de détermination fournis par les feuilles :

taille, forme, pubescence, nervation. Dans quelques rares cas les feuilles peuvent permettre, à elles seules, une détermination spécifique à peu près certaine ; la plupart du temps elles sont tout à fait insuffisantes et il serait illusoire de vouloir baser une clé uniquement sur les caractères foliaires.

Stace (1965 : 242) a insisté sur les caractères fournis par l'absence ou la présence de domaties à l'aisselle des nervures secondaires ; il a distingué deux types de domaties (marsupiformes et lebetiformes) qu'il subdivise chacun en deux sous-types. Sans pousser aussi loin l'analyse, nous avons noté la présence ou l'absence de ces organes. Ils paraissent totalement absents dans les « Fatra » et dans quelques « Taly » (par exemple *T. seyrigii*). Dans beaucoup de « Taly » ils sont constamment présents, au moins sur la plupart des feuilles. Dans quelques espèces cependant leur présence paraît inconstante mais peut-être s'agit-il, en ce cas, d'espèces mal comprises par nous et que des études ultérieures permettront de scinder. Signalons que dans *T. belini* beaucoup de nervures tertiaires présentent également des domaties à leur aisselle.

D — Fleurs

En raison de leur structure uniforme les fleurs offrent peu d'éléments de détermination absolument sûrs. Il suffit de parcourir les diverses clés de détermination qui ont paru dans les Flores, même récentes, pour s'apercevoir qu'il est très rarement fait appel à leurs caractères, si ce n'est ceux tirés de leur taille et de la pubescence de leur ovaire. Il est certain, pourtant, qu'à l'intérieur d'une espèce donnée, quelques caractères floraux sont d'une remarquable fixité, mais les différences qui permettent de séparer les espèces entre elles sont souvent difficiles à exprimer. Signalons quelques cas où les fleurs peuvent fournir d'intéressants critères :

1 — **Type floral** : Généralement de type 4 ou 5, la majorité des espèces ayant un type déterminé. D'autres espèces ont cependant des fleurs de deux types dans la même inflorescence (par exemple *T. catappa* où nous avons souvent vu, sur la même grappe, des fleurs 4- ou 5-mères, parfois même 3-mères).

2 — **Ovaire** (partie inférieure du réceptacle) : Il peut être sessile ou atténué en pédicelle ; son sommet peut également s'atténuer en bec plus ou moins prononcé. Ces caractères sont peu sûrs. Certaines espèces ont un ovaire toujours pubescent mais nous avons vu que d'autres, très facilement identifiables par ailleurs, pouvaient avoir l'ovaire tantôt glabre, tantôt pubescent.

3 — **Calice** (partie supérieure du réceptacle) : Il est très promptement caduc dans la majorité des espèces ; il est persistant, jusque sur le fruit, chez *T. mantaly*, *T. mantaliopsis* et *T. tetrandra*.

Le calice peut être plus ou moins étalé et à lobes plus ou moins profonds. C'est ainsi que les lobes sont très profonds et largement étalés dans *T. mantaly* et *T. mantaliopsis* ; dans *T. seyrigii* et à un degré moindre dans *T. neotaliala*, le calice a une forme urcéolé, en coupe relativement profonde et à lobes restant dressés. Dans les « Fatra » et de nombreux « Taly » le calice est largement étalé mais à lobes ne dépassant pas son milieu.

4 — **Androcée** : Sauf dans *T. tetrandra*, l'androcée est obdiplostémone, constitué de deux cycles d'étamines, l'extérieur alternisépale, l'intérieur épisépale. Dans l'espèce

précitée l'androcée est réduit au cycle externe (accompagné parfois d'une étamine supplémentaire du type interne).

En raison de l'étalement du calice, les étamines sont, à leur complet développement, longuement exsertes. Dans *T. seyrigii* et *T. neotaliala*, en raison de la forme du calice, elles sont peu saillantes.

5 — **Fruits** : Ce sont eux qui, à l'intérieur des deux grandes divisions « Taly » et « Fatra », permettent les meilleurs groupements d'espèces et fournissent souvent les plus pratiques caractères de détermination.

En nous en tenant aux plus grands traits, et en éliminant de suite *T. catappa*, qui par ses gros fruits en forme d'amande à section elliptique s'écarte de toutes les autres espèces, les espèces malgaches se laissent disposer dans les catégories suivantes :

1 — Fruits en forme d'olive (lisses ou avec plusieurs carènes longitudinales) ou sphériques, dépourvus d'ailes. Noyau à section générale transversale circulaire : Tous les « Fatra » à l'exception de *T. gracilipes* et parmi les « Taly » les espèces 2 à 16.
1′ — Fruits manifestement ailés.
2 — Noyau à section circulaire. Ailes étroites ou très étroites : deux espèces, *T. disjuncta* et *T. divaricata*.
2′ — Noyau manifestement aplati. Ailes larges ou très larges.
3 — Groupe « Fatra » : une espèce, *T. gracilipes*.
3′ — Groupe « Taly ».
4 — Ailes minces, presque translucides, jaunes : une espèce, *T. perrieri*.
4′ — Ailes coriaces, presque toujours rouges : espèces 19-26.

Bien d'autres caractères sont encore fournis par les fruits : taille et forme, pubescence, présence d'ailes supplémentaires sur les fruits ailés, section transversale du noyau dans les espèces à fruit oliviforme ou sphérique, consistance du mésocarpe, etc.

Signalons pour terminer que sur la section transversale des noyaux on aperçoit nettement deux lignes suturales, à peu près diamétralement opposées, qui débutent à la cavité séminale et se terminent à la marge du noyau. Au moment de la germination les noyaux se divisent longitudinalement suivant les lignes suturales en deux moitiés. Dans une seule espèce, *T. neotaliala*, nous avons noté la présence constante de 3-4 lignes suturales : nous ignorons si au moment de la germination le noyau se fragmente en 3 ou 4 parties.

Clé des groupes

1 — Rameaux latéraux à ramification sympodiale. Inflorescences composées (à l'exception de *T. perrieri*) de fleurs de deux sortes : hermaphrodites vers le bas, mâles dans le haut (parfois entièrement mâles dans *T. tropophylla* et *T. catappa*). Bords du limbe entiers ou dentés. Souvent des domaties à l'aisselle des nervures secondaires.
A — *Terminalia* du groupe « Taly »
2 — Fruits non ailés, tout au plus (*T. catappa*) légèrement comprimés et à marge amincie.
Sous-groupe A 1
2′ — Fruits très distinctement ailés, à aile parfois très étroite (mais alors noyau de section circulaire, non comprimé).
Sous-groupe A 2
1′ — Rameaux latéraux à ramification monopodiale. Inflorescences composées uniquement de fleurs hermaphrodites. Fruits non ailés ou ailés (*T. gracilipes*). Bords du limbe entiers. Pas de domaties à l'aisselle des nervures secondaires.
B — *Terminalia* du groupe « Fatra »

GROUPE A

TERMINALIA DU GROUPE « TALY »

Sous-groupe A 1 : Fruits non ailés

1 — Feuilles à limbe de grande taille (10-30 cm sur 5-15 cm), étroitement arrondies ou subcordées à la base, à pétiole court (1-2 cm) et très robuste. Fruit de grosse taille (4-6 cm de longueur), nettement comprimé, à bords amincis tout autour mais non nettement ailés (Badamier). 1. *T. catappa*

1′ — Ces caractères non réunis (en particulier fruits non comprimés).

2 — Fleurs à 4 (-5) étamines. Feuilles (ne dépassant pas 12 cm de longueur, pétiole compris) à nervures secondaires (10-12 paires environ) presque perpendiculaires à la nervure principale, ou faiblement ascendantes, à limbe en général assez nettement denté sur les bords, glabre et d'un brun rougeâtre ou noirâtre luisant sur le sec. Ovaire glabre. Fleurs mâles pédicellées. Fruit à surface lisse, souvent apiculé au sommet. Rameaux longs relativement grêles (2-3 mm de diamètre). Essence de la Région Orientale. 2. *T. tetrandra*

2′ — Fleurs à 8-10 étamines. Nervures secondaires en général nettement ascendantes (parfois très fortement). Essences de la Région Occidentale (à l'exception de *T. ombrophila* et *T. urschii* p. p.).

3 — Calice persistant sur le fruit, à lobes libres presque jusqu'à la base ; fruit non prolongé en pointe au sommet, à surface non écailleuse liégeuse, ne dépassant pas 20 mm sur 10 mm. Rameaux longs grêles (1-2,5 mm de diamètre) atteignant rarement 10 cm de longueur. Feuilles groupées en bouquets très denses. Écorce du tronc lisse, simplement avec des lignes longitudinales de lenticelles.

4 — Feuilles moins de dix fois plus longues que larges.

5 — Feuilles presque sessiles (pétiole de 2-3 mm en général), à limbe cunéiforme ; nervures secondaires très fines, non ou à peine saillantes à la face inférieure ; réseau de nervilles non ou à peine visible, sauf par transparence. Fleurs mâles sessiles sur l'axe de l'épi. Noyau à surface très irrégulière. 3. *T. mantaly*

5′ — Feuilles nettement pétiolées ; nervures secondaires nettement saillantes à la face inférieure ; réseau de nervilles bien visible en dessous. Fleurs mâles toujours pédicellées. Noyau à surface lisse ou presque. 4. *T. mantaliopsis*

4′ — Feuilles de 10 à 70 fois plus longues que larges, ne dépassant pas 3 mm de largeur.

3′ — Calice très promptement caduc, à lobes soudés au moins au-delà du tiers basal. Fleurs mâles toujours pédicellées.

6 — Fruit (de 20-30 mm sur 10-15 mm), à surface lisse, prolongé en pointe très nette (rostré) au sommet, le rostre égalant très souvent la moitié du reste du fruit. Feuilles (groupées en bouquets denses) à pétiole très court (1-3 mm), à limbe cunéiforme dépassant exceptionnellement 5 cm de longueur, à 2-3 paires de nervures. Inflorescences pauciflores, dépassant rarement 3 cm de longueur. Noyau à surface lisse, simplement marqué de petits creux semblables à des coups d'épingle. Rameaux longs ne dépassant pas 2 (2,5) mm de diamètre, longs de 2-6 cm. Écorce du tronc très crevassée. (Espèce du Sud.) 5. *T. monoceros*

6′ — Fruit apiculé ou non, mais l'apicule toujours nettement plus court que la moitié du reste du fruit. Feuilles en général plus grandes (sauf dans *T. ankaranensis*) et nettement pétiolées, à nervures secondaires plus nombreuses. Inflorescences dépassant très souvent 3 cm de longueur. Noyau à surface en général nettement sculptée.

7 — Fruit à surface lisse, non écailleuse-liégeuse. Limbe souvent plus ou moins denté sur les bords.

8 — **Feuilles très densément groupées en bouquet au sommet des rameaux.**

9 — **Noyau ne présentant pas une section étoilée.**

10 — Rameaux longs grêles (au plus 1,5 mm de diamètre), longs en général de 2,5-6 cm. Feuilles à limbe obovale cunéiforme ne dépassant pas 6 cm sur 3,5 cm, à pétiole de (1-2-) 5-15 mm. Inflorescences de 1,5-5 cm. Fleurs 4-mères, petites (2,5 mm de diamètre). Fruit ne dépassant pas 12-16 mm sur 7-8 mm. (Espèce du Nord.) 6. *T. ankaranensis*

10′ — Rameaux longs plus robustes (2-4 mm de diamètre), longs de (3-) 5-9 (-11) cm. Feuilles à limbe de 4,5-12 cm sur 2,5-7,5 cm, à pétiole de (5-) 10-25 mm. Inflorescences de 4-12 cm. Fleurs généralement 5-mères, plus grandes (4,5-5 mm de diamètre). Fruit de 20-25 mm sur 10-18 mm. 7. *T. calcicola*

9′ — Noyau présentant une section étoilée. Rameaux longs, de 3-5 mm de diamètre, longs de 10-18 cm. Fruit de 16-28 mm sur 13-16 mm. (Espèce du Nord et de l'Est.) 8. *T. urschii*

8′ — **Feuilles lâchement groupées vers l'extrémité des rameaux.**

11 — Rameaux longs robustes (3-5 mm et plus de diamètre), longs de 10-15 cm. Feuilles obovales, de (6-) 8-20 cm sur 3-8 cm, arrondies ou obtuses au sommet, à pétiole robuste. Inflorescences longues de 8-20 cm. Fruits de 21-32 mm sur 12-19 mm. 9. *T. ombrophila*

11′ — Rameaux grêles (1-2 mm), ne dépassant pas en général 8 cm de longueur. Feuilles elliptiques, à limbe de 4-11 cm sur 1-2 (-3,2) cm, à peu près également atténuées aiguës vers les deux extrémités, à pétiole grêle, long de 10-25 mm. Inflorescences de moins de 4 cm. Fruit ne dépassant pas 23 mm sur 13 mm. Arbre à écorce très crevassée. (Espèce du Sud.) 10. *T. subserrata*

7′ — **Fruit à surface écailleuse-liégeuse, de couleur fauve.**

12 — **Feuilles adultes pratiquement glabres à la face inférieure.**

13 — Feuilles groupées en bouquets très denses au sommet des rameaux. Limbe obovale, arrondi ou un peu échancré au sommet, atténué longuement en coin à la base, entier sur les bords. Fruit ovoïde, de 35-45 mm de longueur totale, nettement apiculé (apicule de 3-5 mm) au sommet. Noyau parcouru par de grosses carènes longitudinales. 11. *T. rhopalophora*

13′ — **Feuilles en bouquets lâches ou très lâches.**

14 — Feuilles fortement crênelées-dentées sur les bords. Pétiole de (3-) 5-9 cm. Fruit globuleux de 18-20 mm de diamètre, non apiculé. Nervures secondaires très saillantes. 13. *T. crenata*

14′ — Feuilles entières ou à dents minuscules. Pétiole de 1-3 cm. Fruit nettement plus long que large. Nervures secondaires très fines.

15 — Limbe environ 3 fois plus long que large (environ 7-16 cm sur 2-5 cm), le plus souvent atténué à la base et au sommet. Axe des inflorescences très densément pubescent, de même que les fleurs extérieurement. Fruit de 3,5-4 cm de longueur. 14. *T. exculpta*

15′ — Limbe largement obovale, au plus deux fois plus long que large, atteignant rarement 10 cm sur 5 cm (le plus souvent de 7,5 cm de long), arrondi ou largement obtus au sommet. Axe de l'inflorescence presque glabre. Fleurs glabres extérieurement. Fruit de 20 mm environ de longueur. 15. *T. septentrionalis*

12′ — **Feuilles adultes nettement pubescentes en dessous (douces au toucher). Nervures secondaires saillantes en dessous.**

16 — Feuilles groupées en bouquets très denses. Pétiole de 3-7 cm. Limbe (large de 5-10,5 cm) presque toujours nettement échancré, presque trilobé au sommet. Bords du limbe finement mais distinctement dentés. Fruit sphérique. 12. *T. belini*

16′ — Feuilles en bouquets lâches ou très lâches. Pétiole de 1-2 cm. Limbe (large de 2,5-5 cm) à peu près également atténué à sa base et au sommet, celui-ci non émarginé-trilobé. Bords du limbe entiers ou à dents à peine perceptibles. Fruit largement ovoïde (20-25 mm sur 17-19 mm). 16. *T. sulcata*

1. **Terminalia catappa** L.

Terminalia catappa L., Syst. Nat., éd. 12, 2 : 674 (1767) ; et Mant., 1 : 128 (1767) ; H. Perrier de la Bathie, *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 30 (1953) ; et *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 64 (1954).
T. rubrigemmis Tul., *Annls Sci. nat.*, sér. 4, **6** : 102 (1856).
T. badamia Tul., *l. c.* : 92 (non D. C.).

Cette espèce est extrêmement commune dans les forêts littorales, surtout sur le versant oriental de l'île. Comme l'a déjà indiqué Perrier, elle est indigène à Madagascar au même titre que nombre d'espèces qui croissent dans les mêmes formations que lui : *Calophyllum inophyllum* L., *Intsia bijuga* (Colebr.) D. Kuntze, *Barringtonia butonica* Forst. etc. Il est curieux de constater que l'espèce, présente aux Comores et aux Seychelles, n'atteint pas la côte orientale d'Afrique.

Les fleurs sont généralement 5-mères. Néanmoins, sur un individu planté à Mitsinjo, nous avons observé des inflorescences dont les fleurs inférieures étaient 5-mères, les fleurs moyennes et supérieures 4-mères, entremêlées vers le sommet de l'axe de quelques fleurs 3-mères.

T. catappa est fréquemment cultivé pour l'ornement à l'intérieur de l'île, aux basses et moyennes altitudes. Il est connu sous le nom d'Atafana (à rapprocher des noms malais (s. l.) de Ketapang, Katafa, Atapang, etc.).

2. **Terminalia tetrandra** (P. Danguy) R. Capuron comb. nov.

Terminaliopsis tetrandrus P. Danguy, *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **29** : 108 (1923) ; Lecomte, Bois de la Forêt d'Analamazaotra, 110 (1922), nom. nud. ; H. Perrier de la Bathie, *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 21 (1953) ; et *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 41, fig. 10, 4 (1954).

Type : *Thouvenot 51*, Forêt d'Analamazaotra, Madagascar (holo-, P !).

Se séparant en cela de tous les autres *Terminalia* connus, cette espèce n'a dans ses fleurs qu'un seul cycle d'étamines, l'externe. Cette caractéristique avait amené Danguy à en faire le type de *Terminaliopsis*, propre à Madagascar, genre conservé dans ses travaux par Perrier.

Exell (1931), après avoir mis le genre *Terminaliopsis* en synonymie avec le genre *Terminalia*, lui conserve son autonomie dans sa récente étude (1966) effectuée en collaboration avec Stace.

Ayant séparé du genre *Combretum* Loefl. deux espèces caractérisées par leur androcée réduit à un cycle staminal pour en faire les représentants d'un nouveau genre *Meiostemon*, Exell et Stace estiment (p. 14) qu'une différence identique doit entraîner le maintien du genre *Terminaliopsis* : « *Terminaliopsis*... differs from *Terminalia* in exactly the same way that *Meiostemon* differs from *Combretum*. We consider that the character is of sufficient importance to maintain both these genera as distinct. Their claim to generic status seems to be at least as strong as that, say, of *Ramatuella* or even of *Buchenavia*, *Thiloa*, *Calopyxis* and *Quisqualis* ». Laissons de côté ces trois derniers genres qui appartiennent

à la sous-tribu des Combretiinae, reportons-nous à la clé des genres de Terminaliinae proposée par Exell et Stace (p. 21) et examinons les cinq genres qui figurent en tête de la clé et que rapprochent entre eux les infrutescences non en cônes. De ces cinq genres *Buchenavia* se sépare par un critère qualitatif, ses anthères adnées au filament (et non versatiles comme dans les autres genres). *Bucida* L. se distingue par la persistance, jusqu'à maturité du fruit, de la partie supérieure du réceptacle ; il convient de remarquer tout de suite que ce caractère n'a pas une valeur diagnostique absolue puisqu'on le rencontre dans *Terminalia brassii* Exell des îles Salomon (cf. Exell, 1954 : 554) et qu'on le retrouve aussi dans trois *Terminalia* malgaches à savoir *T. mantaly* Perrier, *T. mantaliopsis* R. Cap. et l'espèce que nous envisageons en ce moment, *T. tetrandra.* Avouons que la valeur du genre *Bucida* L. nous paraît bien problématique. Nous en tenant toujours à la clé précitée nous pouvons constater que le seul critère qui, en définitive, sépare *Ramatuella* Kunth de *Terminalia* est d'une valeur toute relative : fruits rassemblés en tête plus ou moins sphérique à maturité chez *Ramatuella*, non chez *Terminalia.* Ne vaudrait-il pas mieux dans ces conditions, et compte tenu du petit nombre d'espèces des genres *Ramatuella* et *Bucida*, considérer ces genres comme des simples sections du genre *Terminalia*, position déjà adoptée par plusieurs auteurs, Baillon en particulier ? Il n'est pas dans notre propos d'insister sur ces diverses solutions possibles, ce qui nous éloignerait du problème que nous pose *Terminaliopsis.* Mise à part la persistance du calice dans cette espèce, persistance qui, nous l'avons dit, se retrouve dans d'autres *Terminalia*, *T. tetrandrus* ne se différencie des autres espèces que par son androcée ; à elle seule cette différence ne saurait contrebalancer l'identité de tous les autres caractères, tant morphologiques qu'anatomiques (cf. à ce dernier point de vue Stace, 1965 : 242). Pour nous *Terminaliopsis* ne saurait être maintenu.

Terminalia tetrandra est un arbre pouvant atteindre 30-35 m de hauteur et près d'un mètre de diamètre. Les branches sont régulièrement étagées sur les jeunes sujets et ceux d'âge moyen. Les feuilles sont groupées en bouquets denses plus ou moins lâches (ceci souvent sur le même échantillon) ; très jeunes, juste au sortir du bourgeon, les feuilles sont munies d'une courte pubescence apprimée, brun rougeâtre ; à l'état adulte elles sont glabres ou presque (il subsiste parfois des poils sur les nervures principales). Les nervures secondaires se détachent de la médiane sous un angle très ouvert, souvent droit ou presque ; il n'y a pas de domaties à leur aisselle. Le limbe est obovale ou obovale elliptique, arrondi ou atténué-obtus au sommet, longuement atténué en angle très aigu sur le pétiole ; il n'atteint que rarement 10 cm sur 4 cm. Les bords du limbe sont nettement dentés, le sommet des dents muni, au moins au début, d'une petite glandule fusiforme. Les inflorescences, de 5-10 cm de longueur en général (dont la moitié environ constitue le pédoncule), portent vers le bas de nombreuses fleurs hermaphrodites et, vers le haut, des fleurs mâles (je n'ai pas observé d'inflorescences à fleurs toutes hermaphrodites ou toutes mâles, ou à fleurs mâles basales et hermaphrodites apicales comme l'indique Perrier). Les fleurs sont 4- ou 5-mères. Les étamines, au nombre de 4-5 (rarement une supplémentaire), sont longuement exsertes.

Le fruit est couronné par le calice persistant ou tout au moins par des restes très manifestes du calice (on conçoit que, par suite de leur fragilité, les lobes du calice se détruisent facilement ; dans ce cas il reste au sommet du fruit le disque qui entourait la base du style, facilement reconnaissable aux nombreux poils dont il est muni).

En section transversale le noyau présente, autour de la cavité séminale, une zone scléenchymateuse très dure d'où rayonnent jusqu'à son bord un certain nombre de cloisons irrégulières ; l'espace compris entre le bord du noyau et les cloisons est rempli de tissu lacuneux-résineux.

Terminalia tetrandra tel que nous venons de le définir (feuilles dentées, sans domaties, calice persistant) est connu de la Région Orientale depuis Sambava au nord jusqu'à la hauteur de Fort-Carnot au sud, et depuis le bord de la mer jusque vers 1 000-1 100 m d'altitude. Les Malgaches le nomment Atafanala ou Tafanala.

Nous lui rapportons les échantillons suivants :

Est : *12443 R.N.*, Mangabe, district de Tamatave ; *4162 S.F.* et *2987 S.F.*, Masakoamena, près d'Ambila-Lemaitso ; *730 R. 182*, Amboahangimamy, Lorihandava (Brickaville) ; *1069 S.F.*, *1169 S.F.*, *1274 S.F.*, *2505 S.F.*, *11525 S.F.*, *17972 S.F.*, forêt d'Analamazoatra, Périnet ; *90 R. 172*, *77 R. 172*, *116 R. 185*, Sahamaloto, près de Périnet ; *10378 S.F.*, Antaniditra, près de Périnet ; *24420 S.F.*, *266 R. 212*, *480 R. 212*, *484 R. 212*, sud de Sandrangato, route Moramanga-Anosibe ; *9781 S.F.*, forêt de Tsiazomborona, Anosibe an'ala ; *35 R. 230*, Andrambovato, Tolongoina (Fort-Carnot) ; *5455 S.F.*, *9695 S.F.*, versant sud du massif de Vangaidrano, près de Fort-Carnot.

A côté de ces échantillons pour lesquels nous n'avons aucun doute quant à leur appartenance à *T. tetrandra*, nous signalerons quelques spécimens provenant du sud-est de l'île et présentant quelques particularités qui nous font hésiter à les inclure dans cette espèce. Deux d'entre eux, *14479 S.F.* (Dikana) et *9210 S.F.*, provenant, le premier de la région d'Ifanadiana, le deuxième de la région comprise entre Farafangana et Manombo, ont des fruits non couronnés du calice persistant, des feuilles (dentées) à pétiole relativement long et à nervures secondaires pourvues de domaties. L'échantillon *14602 S.F.* (Hamoka), provenant de Belambo, Manakara, présente les mêmes caractères que les deux précédents mais a des feuilles sans domaties.

Enfin le spécimen *61 R. 176* (Beranoampo) a des feuilles entières et munies de domaties. Tant que les fleurs de ces diverses formes ne seront pas connues, il sera fort difficile d'assurer s'il s'agit de simples formes de *T. tetrandra* ou si ce sont des représentants d'une ou plusieurs autres espèces.

3. **Terminalia mantaly** H. Perr.
(Pl. I)

Terminalia mantaly H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 24, fig. 5 (1953) ; *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 50, fig. 12, 1-6 (1954).

Type : *Perrier 1322* (c'est l'échantillon reproduit dans la photographie n° 5 de la Révision), plateau de l'Ankarana, Madagascar (holo-, P !).

Cette espèce se distingue de tous les autres *Terminalia* malgaches par ses fleurs mâles sessiles ou portées par un pédicelle à peine discernable. Son fruit est couronné par le calice persistant mais ce caractère se trouve aussi chez *T. mantaliopsis* R. Cap. et *T. tetrandra* (Dang.) R. Cap.

T. mantaly est un arbre à écorce lisse, simplement marquée par de très faibles sillons longitudinaux dans lesquels sont rassemblées la plupart des lenticelles. Le port est généralement étalé ; dans le Sud cependant, on observe des individus à port plus ou moins pleureur.

Les feuilles se développent au moment de la floraison ; elles sont pratiquement glabres à l'état adulte. Le limbe, obovale-cunéiforme, ne dépasse que très exceptionnellement 7 cm sur 3 cm ; le pétiole est très court (2-3 mm, rarement jusqu'à 5 mm). Les nervures secondaires, très fines, très ascendantes, sont très souvent munies à leur aisselle d'une domatie profonde, à bords très nets ; des poils très courts, dépassant très rarement l'orifice de la cavité, tapissent la face interne de la domatie. Les nervures tertiaires et la réticulation sont invisibles ou à peine visibles sur les feuilles adultes, sauf par transparence.

Le calice, comme l'a déjà signalé Perrier, est profondément lobé. Les fruits, plus ou moins ovoïdes ou fusiformes, mesurent (10-) 12-20 mm de longueur ; ils sont très souvent atténués à leur base en coin épais qui forme ainsi une sorte de pédicelle gros et court. Le mésocarpe est très fibreux. Le noyau a une surface très irrégulière, rugueuse.

T. mantaly est très largement répandu dans la Région Occidentale, depuis Diégo-Suarez jusque dans l'est de l'Androy. Il est localisé dans les terrains frais (alluvions des bords de cours d'eau, bords des lacs, etc.).

L'espèce est connue sous les noms de Mantaly, Mantalia dans le nord de son aire, Taly, Talio dans le sud. Le nom de Hazove est localement employé à Imonty, haut bassin de la Mananara.

Aux échantillons cités par Perrier (dont il faut exclure *Leandri 927* et *Grevé 9* qui sont des *T. mantaliopsis*, et *Humbert 19108* qui est un *T. neotaliala*) nous ajouterons les suivants :

Ouest (Nord) : *6173 S.F.*, plateau calcaire de l'Ankarana ; *3592 S.F.*, Mantalia, à l'ouest d'Ambilobe (basse Mahavavy).

Sambirano : *3593 S.F.*, *3908 S.F.*, *10238 S.F.*, Ambanja (échantillons provenant de sujets plantés).

Ouest et Sud-Ouest : *10776 S.F.*, Ambalatsingy, presqu'île d'Antonibe, Analalava ; *19238 S.F.*, bords de l'Ampondralava à Miadana, Tsarahasina, Port-Bergé ; *175 S.F.*, Marohogo, près de Majunga ; *5375 S.F.*, alluvions de la Mahavavy à Tsiketraka, Mitsinjo ; *4292 S.F.*, Marafisaina, Mitsinjo ; *3986 S.F.*, Andranomavo, Soalala ; *6379 R.N.*, Vilanandro, Andranomavo, Soalala ; *14583 S.F.*, forêt galerie de Belavanana, près d'Ampisaraha, Morafeno, Ambato-Boeni ; *17778 S.F.*, alluvions du Iabohazo, près d'Ankirihitra, Ambato-Boeni ; *19334 S.F.*, forêt d'Ankarokaroka près d'Antafia, Sitampiky ; *4288 S.F.*, Maevatanana ; *7362 R.N.*, forêt de l'Antsingy, près d'Ampasibe, Antsalova ; *5679 S.F.*, vallée du Manambolo à Ampanihy, Tsironomandidy ; *14029 S.F.*, près d'Ankazomanga, Miandrivazo ; *6133 S.F.*, près de Morondava ; *10726 S.F.*, Tanambao, près de Bevantaza, Befasy, Morondava ; *10868 S.F.*, marais de Bekinana, Befasy, Morondava ; *12239 S.F.*, bords de la Maharivo, près d'Antevamena, Befasy, Morondava ; *20695 S.F.*, bords des affluents de la haute Sakamena (route Betioky-Sakoa), forme à feuilles étroites et rameaux pendants ; *4430 S.F.*, bord de cours d'eau, Marisoritra, entre Tsihombe et Antanimora ; *4041 S.F.*, berges de la Manambovo, Tsihombe ; *1527 S.F.*, berges du Mandrare, Amboasary ; *20492 S.F.*, Bevilany, est d'Amboasary ; *10906 S.F.*, Ranopiso, ouest de Fort-Dauphin ; *7640 R.N.* et *6757 R.N.*, Imonty, haut bassin de la Mananara.

4. **Terminalia mantaliopsis** R. Capuron sp. nov.
(Pl. I)

Terminalia mantaly, praecipue calyce persistente, maxime affinis ; ad haec speciei differt floribus masculis pedicellatis, fructus nucleo sublaevi, et (var. *graminifolia* excepta) foliis saepe majoribus et longiore petiolatis, nervis secundariis subtus prominentibus, reticulatione subtus manifesta.

Varietates duae distinguendae sunt :

Var. *mantaliopsis* : Arbor mediocris vel ad 15-20 m alta, innovationibus fere semper dense breviterque fulvo pubescentibus. Ramulis elongatis ultimis gracilibus (1-2 mm diam.). Folia caduca, cum inflorescentiis apice ramulorum valde abbreviatorum dense congesta, petiolata (petiolo 0,5-3 cm longo), limbo membranaceo (ut et petiolus fere semper utrinque manifeste pubescente) obovato (3-10 × 1,7-6 cm) apice obtuso vel late rotundato, saepe leviter emarginato, e tertia parte superiore basin versus cuneato nonnunquam in petiolum manifeste decurrente ; costa supra plana, subtus prominens ; nervi secundarii 5-9-jugi ut et costa saepe brunneo nigricantes, adscendentes, subtus manifeste prominentes, praeter marginem arcuati et interse conjungentes, basi efoveolati vel foveolis parvis instructi ; reticulatio densa, subtus semper bene visibilis ; margines integri vel obscure crenulati. Inflorescentiae 2-8 cm longae (pedunculo 0,5-1 cm longo incluso), axi dense piloso : flores (4-) 5 (-6)-meri, inferiores hermaphroditi, ovario sessile dense pubescente, apice obtuso, calice extus puberulo profunde lobato, lobis acutis, superiores masculi manifeste pedicellati (pedicello 0,5-1,5 mm longo) ; discus longe fusco pilosus.

Fructus ellipsoidalis vel ovoideus 12-17 mm longus, basi rotundatus obtusus, apice obtusus vel cuneatim attenuatus, calicis reliquis fere semper coronatus ; nucleus valde sclerenchymaticus, sublaevis superficialiter punctuatus, vel leviter rugosus.

Type : *6065 S.F.*, forêt de Marofandilia, Bevoay, Morondava, Madagascar (holo-, P !).

Var. *graminifolia* R. Capuron var. nov. : a varietate typica differt foliis angustissime loriformibus (30-150 × 1,2-2 mm), 20-75-plo longioribus quam latis, subsessilibus, nervis secundariis costa parallelis.

Type : *6948 S.F.*, environs du village de Saint-Augustin, sud de Tuléar, Madagascar (holo-, P !).

a — *Terminalia mantaliopsis* var. *mantaliopsis*

Par son écorce lisse, ses fleurs à calice profondément lobé, ses fruits couronnés du calice persistant, *T. mantaliopsis* est évidemment très proche de *T. mantaly*. Il en diffère par ses fleurs mâles pédicellées et par le noyau du fruit qui est lisse, simplement marqué de petites cavités en forme de coup d'épingle. Les caractères foliaires enfin permettent de séparer assez aisément les deux espèces :

Dans *T. mantaliopsis* var. *mantaliopsis* les feuilles sont presque toujours nettement pétiolées (pétiole de 0,5-3 cm) ; le limbe, variable de forme et de taille suivant les individus, présente souvent, à l'état adulte, une pubescence manifeste. La nervation est beaucoup plus marquée que dans *T. mantaly* : les nervures sont, à la face inférieure, d'une teinte brunâtre ou rougeâtre qui se détache très bien sur le fond clair du limbe ; les nervures secondaires sont bien saillantes ; le réseau, dense, finement saillant, est très apparent. Les domaties que l'on trouve à l'aisselle des nervures secondaires sont moins constantes et moins visibles que dans *T. mantaly*.

T. mantaliopsis var. *mantaliopsis* a une écologie différente de celle de *T. mantaly* : alors que ce dernier pousse toujours dans les endroits frais, *T. mantaliopsis* se trouve généralement en terrain sec, que la sécheresse soit due à l'éloignement de la nappe phréatique ou à la nature du sol (sables bien drainés, calcaires fissurés, etc.) ou qu'elle soit d'ordre physiologique (c'est ainsi que l'espèce croît en bordure de mangrove dans la région de Majunga). Les Malgaches le nomment Taly ou Talinala.

A *T. mantaliopsis* var. *mantaliopsis* nous rapportons les échantillons suivants :

Ouest (jusqu'aux confins du Centre) : *18443 S.F.*, *24306 S.F.*, dunes à Majunga ; *24261 S.F.*, *24269 S.F.*, sables près de Benetsy (rive gauche de la basse Mahavavy) ; *24224 S.F.*, partie nord

de la forêt de Tsiombikibo, sud du Cap Tanjona, Mitsinjo ; *16715 S.F.*, sables à Ampasimandroro, Maintirano ; *16714 S.F.*, *id.*, forme à feuilles étroites ; *12025 S.F.*, plateau du Bemaraha, à l'est de Tsiandro ; *Leandri 927*, *11148 R.N.*, forêt de l'Antsingy ; *6856 S.F.*, forêt de Tsienimpihy à l'est du village de Besara (Antsalova) ; *6876 S.F.*, ouest de Besara ; *24626 S.F.*, dunes aux environs sud du Cap Kimby ; *11473 R.N.*, Bekopaka, sortie des gorges du Manambolo ; *13151 S.F.*, forêt de Marotaolana, Belo sur Tsirihibina ; *12567 S.F.*, *16637 S.F.*, *20892 S.F.*, forêt de Marofandilia et d'Andranomena, nord de Morondava ; *Grevé 9*, Morondava ; *22156 S.F.*, forêt de Bevona, environ 20 km nord nord-est d'Ankilizato (Mahabo) vers 500 m d'altitude ; *12263 S.F.*, forêt d'Antanambao, Befasy, Morondava ; *8378 S.F.*, forêt de Vatolampy, Beharona, Manja ; *21708 S.F.*, forêt de Mavozobe, près de Befandriana-Sud ; *11606 S.F.*, *13777 S.F.*, forêt de Kitranga, nord-est de Ihosy.

b — *T. mantaliopsis* var. *graminifolia*

Cette variété, qui n'est encore connue que dans une seule localité (plaine sableuse de la rive droite de l'Onilahy, à Saint-Augustin) paraît au premier abord extrêmement différente de la variété *mantaliopsis*. Ici en effet les feuilles sont loriformes, étroitement linéaires ; elles atteignent 3-15 cm de longueur mais ne dépassent pas 1,5-2 mm de large et leur pétiole est très court. Par suite de l'étroitesse du limbe, les nervures secondaires deviennent pratiquement parallèles à la nervure principale et il n'y a plus de place que pour un réseau très réduit, non perceptible. Fleurs et fruits sont identiques à ceux de la forme typique.

Peut-être sera-t-on surpris que je n'aie donné à cette forme que le statut de simple variété ; j'y ai été conduit en raison de l'existence, dans la région de Maintirano, d'individus chez lesquels le limbe fait en quelque sorte transition entre la variété *mantaliopsis* et la variété *graminifolia*. C'est ainsi que dans l'échantillon *16715 S.F.* on trouve, à côté de feuilles relativement larges (7 cm sur 1,9 cm, 9 cm sur 2,5 cm) des feuilles nettement plus étroites (5 cm sur 0,8 cm). Dans l'échantillon *16714 S.F.*, les feuilles sont toutes étroites, environ dix fois plus longues que larges (6-14 cm sur 0,6-1,3 cm). Dans ces deux échantillons, la nervation est plus ascendante que dans les *T. mantaliopsis* typiques, mais elle l'est nettement moins que dans la variété *graminifolia* et la réticulation est bien visible ; on pourrait les considérer comme constituant une sous-variété ou une forme de la variété *mantaliopsis*.

Dans la localité de Saint-Augustin, il ne subsiste plus que quelques pieds (au plus deux ou trois dizaines) de la variété *graminifolia*. Ce sont des arbres pouvant atteindre 10-12 m de hauteur avec un tronc court, rapidement branchu, atteignant 0,50-0,60 m de diamètre ; leurs rameaux restant longtemps très grêles, leur port est très nettement pleureur. La plante est appelée Taly ou Talipasy.

Les échantillons suivants se rapportent à cette variété :

Sud-Ouest : *5921 S.F.*, *6948 S.F..*, *18641 S.F.*, *20187 S.F.*, *138 R. 13*, *F. Chauvet 394*, baie de Saint-Augustin, sables entre le village et la base du plateau calcaire.

5. **Terminalia monoceros**
(Pl. IV)

Terminalia monoceros H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 25 (1953) ; *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 52, fig. 13, 4-5 (1954) p. p., quoad specim. *448 S.F.*, *Decary 3305*, *3315*, *9295* [omnia cetera specimina citata *T. Seyrigii* (H. Perr.) R. Cap. pertinent].

Type : *448 S.F.*, environs de Beloha-Sud, Madagascar (holo-, P !).

En décrivant *T. monoceros*, Perrier a confondu deux espèces ; dans sa diagnose latine et sa description française, tout ce qui concerne l'appareil végétatif, les inflorescences et les fleurs s'applique à *T. seyrigii* (H. Perr.) R. Cap. ; seules les indications concernant les fruits ainsi que les illustrations se réfèrent à une deuxième espèce à laquelle nous conservons le nom de *T. monoceros* H. Perr.

T. monoceros est, suivant les stations où il croît, un arbuste ou un arbre qui peut atteindre 15-20 m et plus de hauteur. Le tronc, dont le diamètre peut atteindre 0,80 m, est recouvert, ainsi que les grosses branches, d'une écorce très profondément crevassée. Les jeunes sujets de l'espèce présentent le port typiquement étagé des *Terminalia* mais le perdent en général assez rapidement ; les vieux sujets sont irrégulièrement ramifiés et possèdent le plus souvent plusieurs maîtresses branches ; rameaux et ramules présentent une nette tendance à devenir pendants.

Très faiblement pubérulents à l'état jeune, les ramules et les feuilles deviennent pratiquement glabres à l'état adulte. Le limbe foliaire, coriace et luisant sur les deux faces, obcunéiforme, dépasse rarement 5 cm de longueur ; légèrement émarginé au sommet, moins souvent arrondi, il s'atténue régulièrement en coin aigu sur la base ; le pétiole est très court ; les nervures secondaires (2-4 paires), fortement ascendantes, faiblement saillantes sur les deux faces, sont presque toujours munies à leur aisselle d'une domatie poilue, bien délimitée, de contour ovale ou obovale, faisant nettement saillie à la face supérieure du limbe.

Les inflorescences dépassent rarement 4 cm de longueur ; l'axe de l'inflorescence, l'ovaire et les pédicelles sont glabres ou un peu pubérulents. Les fleurs, peu nombreuses (au plus une dizaine), 5-mères, sont insérées dans la moitié supérieure de l'axe de l'inflorescence ; les inférieures (1-4), hermaphrodites, ont un ovaire sessile, nettement atténué en bec sous le calice ; le calice, très tôt caduc, est à 5 lobes peu profonds, largement triangulaires et souvent apiculés-aigus au sommet ; les étamines sont très saillantes ; les fleurs mâles sont pédicellées.

Le fruit est ovoïde, porté à la base par un faux pédicelle plus ou moins développé (1-4 mm) ; il s'atténue au sommet en un rostre toujours très net (parfois aussi long que le reste du fruit). Le péricarpe est lisse, blanc puis noir à maturité, charnu ; le noyau, très dur, est presque lisse.

T. monoceros paraît propre à la partie orientale du Domaine du Sud ; vers l'Ouest il ne paraît pas dépasser la Linta ; de là il s'étend jusqu'à la limite orientale de l'Androy. On le trouve dans des stations très variées, soit sur des terrains secs ou très secs (plateau calcaire Mahafaly, rocailles gneissiques, etc.), soit sur des terres alluviales ou au bord des cours d'eau.

Le bois de cette espèce, désigné sous les noms de Kobay, Taly Kobay, Hazobe, est souvent utilisé par les autochtones dans la construction des cases et la confection des cercueils.

Nous lui rapportons les échantillons suivants :

Sud : *12837 S.F.*, plateau calcaire près de Kilero, Androka ; *15970 S.F.*, Anjirazato, Tranovaho, sud de Beloha ; *4040 S.F.*, nord de Tsihombe ; *4431 S.F.*, Marosoritra, entre Tsihombe et Antanimora ; *15657 S.F.*, environs de Betioky près de Sihanamaro, entre Tsihombe et Ambovombe ;

25590 S.F., Jafaro, sud d'Antanimora ; *4626 S.F.*, Antanimora ; *Decary 4363*, massif de l'Angavo, est d'Antanimora ; *9571 S.F.*, Mitsoriaka près de Manavy, Antanimora ; *71 R. 222*, entre Antanimora et Ambovombe ; *Decary 3315* et *3305*, Ambovombe ; *Decary 9295*, Ambatomainty nord d'Ambovombe ; *20463 S.F.*, est d'Amboasary ; *4279 S.F.*, forêt de Tsiongavy au sud d'Ambario, Ranopiso ; *38 R. 1*, environs de Behara ; *84 R. 87*, Anarafaly près d'Ifotaka, bas Mandrare ; *Bosser 3791*, Imanombo.

6. **Terminalia ankaranensis** R. Capuron sp. nov. (Pl. II)

Arbor mediocris vel ad 15 m alta, trunci cortice sublaevi, ramulis elongatis ultimis gracilibus (1-1,5 mm), innovationibus parum adpresse puberulis mox glabris vel glabrescentibus. Folia apice ramulorum abbreviatorum valde congesta, petiolata (petiolo, sparse adpresse puberulo, 5-15 mm longo) ; limbo adulto in sicco statu chartaceo, discolore (supra plus minus rubescente vel brunnescente, subtus viride), late obovato-cuneiforme (4-6 × 2-3,5 cm), apice obtuso vel late rotundato (raro leviter emarginato), et tertia parte superiore vel e media basin versus in petiolum regulariter attenuato, utrinque glabro (costa, parce puberula excepta), marginibus crenulatis ; costa supra plana subtus prominens ; nervi secundarii 5-7-jugi (saepe supra colore viride) utrinque bene conspicui, subtus prominuli, in axillis barbati, praeter margines arcuati et subevanescentes ; reticulatio densa sed parum conspicua.

Inflorescentiae 2,5-5 cm longae (pedunculo 5-10 mm longo incluso), axi in parte basale densiuscule puberulo, supra subglabro vel omninoglabro. Flores (4-meri) inferiores (circa 5-7) hermaphroditi, ovario ovoideo glabro vel adpresse breviterque sericeo supra in apiculum brevem attenuato, superiores masculi pedicellati (pedicello 1-1,5 mm longo, basi glabro vel parum puberulo), calyce ca. 2,5 mm diam., extus glabro, lobis triangularibus apice obtusis, mox deciduo ; discus pilosus.

Fructus ovoideus, 9-16 mm longus, 5-8 mm diam., sessilis, apice apiculo breve (1 mm longo) saepe instructo, glabro, endocarpio osseo superficie parum irregulare.

Type : *18980 S.F.*, massif calcaire de l'Ankarana près d'Ambondromifehy, Madagascar (holo-, P !).

Cette espèce présente les mêmes caractères d'écorce que *T. mantaly* et *T. mantaliopsis* ; elle diffère de ces deux espèces par son calice caduc dès la fécondation de l'ovaire. Ses fleurs mâles pédicellées la séparent en outre de *T. mantaly*.

Ses feuilles, très atténuées aiguës sur la base, sont d'ordinaire nettement discolores sur le sec, la page supérieure prenant une teinte rougeâtre alors que la page inférieure reste verdâtre ; elles sont assez variables de taille suivant les individus. Les nervures secondaires ont, à leur aisselle, des domaties poilues bien délimitées et faisant saillie sous forme de bosse à la face supérieure du limbe ; il y a en outre assez souvent, sur le trajet d'une ou deux paires de nervures secondaires supérieures, à la face inférieure du limbe, une petite dépression circulaire, glanduleuse, de couleur noirâtre (de telles dépressions s'observent aussi dans *T. pauciflora*, *T. cyanocarpa*, etc.). La réticulation est dense mais ne se voit guère que par transparence.

L'axe de l'inflorescence peut être pubérulent vers le bas ou totalement glabre ; il en est de même de l'ovaire qui est soit brièvement pubescent-soyeux, soit glabre. Les fleurs vues étaient 4-mères.

Le fruit est, suivant les échantillons, fort variable de taille (de 9 mm sur 5 mm à 16 mm sur 8 mm).

T. ankaranensis n'est connu que du nord de l'île, où, en quelque sorte, il remplace *T. mantaliopsis*. Il y est appelé Mantaly ou Mantaliala.

Nous rapportons à cette espèce les échantillons suivants :

Ouest (Nord): *64 R. 6* et *91 R. 157*, forêt d'Andranotsimaka, près d'Andovokonko, nord de la passe de Diégo-Suarez ; *24461 S.F.* et *24662 S.F.*, sables et rochers basaltiques, bords de la baie d'Ambararata, près d'Ankingameloka, ouest de Diégo-Suarez ; *22971 S.F.*, *23258 S.F.*, forêt d'Orangea, Diégo-Suarez ; *48 R. 6*, montagne des Français, Diégo-Suarez ; *7273 S.F.*, *22041 S.F.*, *116 R. 160*, massif calcaire de l'Ankarana, près d'Ambondromifehy ; *27297 S.F.*, *27469 S.F.*, forêt littorale sur sable, au sud de Vohémar ; *27496 S.F.*, forêt d'Analafiana, nord de la basse Manambery, sud-ouest de Vohémar ; *27555 S.F.*, forêt d'Analalava, au sud de la basse Fanambana.

7. **Terminalia calcicola** H. Perr.
(Pl. II)

Terminalia calcicola H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 24 (1953) ; *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 48, fig. 12, 7-8 (1954), excl. spec. *2169 R.N.* quod *T. rhopalophora* pertinet.

Lectotype : *Ursch 139*, Diégo-Suarez, Madagascar (holo-, P !).

Perrier n'ayant pas désigné de type pour son espèce nous avons choisi comme lectotype l'échantillon *Ursch 139* (dans cet échantillon l'ovaire est pubescent, ce qui correspond à ce qui est indiqué dans la Flore).

T. calcicola est souvent un grand arbre, dépassant parfois 20-25 m de hauteur et 0,80-1 m de diamètre. Le tronc est recouvert d'une écorce dont le rhytidome, caduc par plaques, lui donne un aspect platanoïde ; cet aspect est particulièrement remarquable lorsque la majorité des plaques viennent de tomber. Les rameaux longs sont robustes (2-4 mm de diamètre) et les rameaux courts qu'ils terminent sont, en général, nettement renflés en massue ; les écailles gemmaires persistent longtemps à la base des bouquets foliaires. Le limbe des feuilles adultes est tantôt glabre, tantôt avec des traces manifestes de pubescence. Les nervures secondaires sont bien marquées dessous, souvent nettement saillantes, et munies à leur aisselle d'une domatie poilue (parfois très petite). La réticulation, très dense, est, quoique non saillante et souvent en léger creux, bien visible sauf sur des très vieilles feuilles.

Les axes des inflorescences, de même que les ovaires et les pédicelles sont pubescents ou glabres. Les fleurs, en grande majorité, sont 5-mères.

Les fruits sont ovoïdes (jamais sphériques comme le signale Perrier), de tailles assez variables (les plus gros mesurent jusqu'à 35 mm sur 23 mm), obtus au sommet ou très brièvement apiculés. Leur surface est lisse, non ligneuse ni écailleuse. Le noyau a une surface très rugueuse et irrégulière ; autour de la loge séminale le tissu qui le constitue est, sur une assez grande largeur, criblé de nombreuses petites lacunes remplies d'une sorte de résine jaune doré.

Nous avons déjà signalé que l'axe des inflorescences et les ovaires pouvaient être pubescents ou glabres. Peut-être pourrait-on noter que dans les échantillons présentant ce dernier caractère les feuilles adultes restent plus claires au séchage et sont glabres alors que dans les autres échantillons elles sont plus foncées et en règle générale distinctement pubescentes. Nous avons trop peu d'échantillons pour établir une corrélation certaine entre ces différents caractères aussi nous contenterons-nous, sans leur donner de rang taxonomique, d'énumérer séparément les deux groupes.

a — Échantillons à ovaire, pédicelles et fruits glabres

Ouest (Ambongo-Boïna-Menabe) : *Perrier 13471*, dunes de Mahavovoky, Majunga ; *Perrier 6467*, collines arénacées, près de la mer, entre la Betsiboka et la Mahavavy ; *Perrier 6348*, *7221 R.N.*, rocailles calcaires Tsingy de Namoroka ; *3608 S.F.*, Ambovongidro, Soalala ; *6848 S.F.*, *Leandri, Capuron et Razafindrakoto 2207*, forêt de Tsienimpihy, est de Besara (Antsalova) ; *24142 S.F.*, forêt de Tsimembo, Ambereny (Antsalova) ; *7859 S.F.*, Mahavelo, Belo sur Tsirihibina.

b — Échantillons à ovaire, pédicelles et fruits pubescents

Ouest (Nord) : *Ursch 140*, Diégo-Suarez ; *Perrier 6390*, vallée de la Manankolana, Vohémar ; *14704 S.F.*, Anjavibe près d'Amparihirano, Daraina, Vohémar ; *14059 S.F.*, Andasibe, près d'Antsahampano, Daraina, Vohémar ; *20130 S.F.*, massif calcaire de l'Andramaimbo (Windsor-Castle), Diégo-Suarez ; *10005 S.F.*, pentes nord-ouest de la montagne d'Ambre ; *24546 S.F.*, galeries forestières de l'Andrafiamena, affluent du Rodo ; *7028 S.F.*, *15194 S.F.*, massif calcaire de l'Ankarana.

Ouest (Ambongo-Boïna-Menabe et jusqu'aux confins du Centre) : *9723 R.N.*, Tsingy de Namoroka, rés. nat. nº 8 ; *6868 S.F.*, forêt de Tsienimpihy, est de Besara (Antsalova) ; *3454 S.F.*, forêt d'Andranomena, nord-est de Morondava ; *6135 S.F.*, route Morondava-Mahabo, P.K. 21,500 ; *52 R. 19*, forêt d'Ampanihy, près de Bevantaza, Befasy, Morondava ; *10299 S.F.*, Ambalabe, près de Besely, Manja ; *13901 S.F.*, bassin de la Menaraka, entre Ihosy et Ivohibe.

Localement, le premier groupe d'échantillons est désigné sous les noms vernaculaires de Taly, Talimonto. Pour le deuxième groupe, les noms sont plus variables. On trouve dans le Nord : Mantaly, Taliala, Mantaliala ; dans l'Ouest : Talinala, Taly ; et vers le Sud : Latabarika, Dikana (dans le Menaraka).

8. **Terminalia urschii** H. Perr.
(Pl. III)

Terminalia urschii H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 24 (1953) ; *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 48, fig. 11, 3 (1954).

Type : *Ursch 258*, Diégo-Suarez, Madagascar (holo-, P !).

Cette espèce a été décrite d'après un unique échantillon en fleurs récolté par Ursch dans la région de Diégo-Suarez. Aucun échantillon en fleurs pouvant lui être rapporté n'a été récolté depuis. Cette espèce est caractérisée, entre autres, par des feuilles longuement pétiolées, à limbe elliptique-oblong, aigu à ses deux extrémités, à marges entières, groupées en bouquets denses au sommet des rameaux courts.

Aussi n'est-ce qu'avec un point de doute que nous allons rattacher à cette espèce un certain nombre d'échantillons du nord de l'île ; certains ont des feuilles rappelant par leur forme générale celles du type, d'autres s'en écartent notablement ; tous ces échantillons ont un caractère commun remarquable : le noyau de leur fruit a une section étoilée.

Deux de ces échantillons provenant de la forêt de Sahafary, (*13140 S.F.* et *22712 S.F.*), ont des feuilles à pétiole de 2,5-6 cm et à limbe elliptique ou obovale-elliptique atteignant jusqu'à 12 cm sur 5 cm ; dans ces échantillons les marges sont nettement dentées ; les nervures sont au nombre d'une dizaine de paires environ, finement mais nettement saillantes en dessous. Les rameaux d'élongation sont robustes et mesurent 3-5 mm de diamètre sur 10-15 cm de longueur ; les rameaux courts atteignent jusqu'à 15 mm de diamètre. Les fruits

sont oblongs, d'environ 20-25 mm sur 14 mm. Le noyau présente autour du corps central contenant la cavité séminale, 5-7 cloisons radiales de 4-5 mm de largeur, un peu épaissies ou bifurquées vers leur bord. L'espace compris entre ces cloisons et l'épicarpe est rempli par un tissu charnu très pulpeux qui en séchant diminue fortement le volume et laisse un vide à sa place. La surface de l'exocarpe présente des traces de pubescence.

Deux autres échantillons (*7275 S.F.*, et *23367 S.F.*) provenant des calcaires de l'Ankarana, ont des feuilles à limbe entier sur les marges, plus largement obovale que dans les plantes précédentes ; parfois le limbe y est largement obovale, arrondi à la base et au sommet ; il mesure 7-14 cm sur 5-9 cm ; le pétiole varie de (1-) 2,5 à 8 cm ; les nervures latérales ont ici des domaties très nettes à leur aisselle alors qu'elles en sont dépourvues dans les deux précédents. Les fruits, qui ont ici un épicarpe portant une abondante pubescence rouille, mesurent 25-28 mm sur 14-15 mm. Leur noyau a les mêmes caractères que celui des individus de Sahafary et de Vohémar.

Malgré les différences présentées par les feuilles, il ne fait guère de doute pour nous que les échantillons de Sahafary et de l'Ankarana appartiennent à une même espèce. S'il en est bien ainsi, leur rattachement à *T. urschii* ne paraît pas trop hasardeux car, somme toute, les caractères foliaires de l'échantillon *Ursch 258* ne sont pas très différents de ceux des plantes de Sahafary. Bien entendu le problème posé par ces plantes ne pourra être résolu en toute certitude que lorsque de nouveaux échantillons en fleurs et en fruits auront été récoltés.

Avant d'en terminer avec *T. urschii*, nous voudrions signaler l'existence dans la Région Orientale d'un *Terminalia* qui en est certainement très proche car il a également un noyau à section étoilée. Nous le connaissons de Farankaraina, près de Maroantsetra (*15708 S.F.*, *15940 S.F.*) et de la Réserve naturelle n° 1 (*6187 R.N.*). Dans ces plantes, les feuilles sont plus brièvement pétiolées (le pétiole ne dépasse guère 2 cm) et leur limbe, étroitement obovale, mesurant jusqu'à 10 cm sur 3 (-4) cm, est longuement atténué en coin aigu sur la base ; les marges sont entières ou un peu crénelées vers le haut.

L'échantillon *15708 S.F.* porte des inflorescences en mauvais état, mesurant jusqu'à 17 cm de longueur ; les fleurs hermaphrodites sont nombreuses et il y a des fleurs mâles dans le haut ; sur une fleur 5-mère nous avons compté 10 étamines ; les ovaires sont glabres ou avec de très rares poils. L'échantillon *15940* est en fruits ; ceux-ci mesurent 20-25 mm sur 15 mm ; leur noyau est à 6-8 branches en étoile ; l'épicarpe est un peu déprimé entre chaque cloison ce qui fait paraître le fruit côtelé extérieurement. Dans ces fruits le corps central du noyau contient une zone annulaire moyenne très nette, constituée de tissu lacuneux ; cette zone était, sinon nulle, tout au moins très réduite dans les échantillons du Nord.

Le dernier échantillon que nous citerons (*6187 R.N.*), à feuillage tout à fait semblable à celui des deux précédents, a des fleurs à dix étamines et à ovaire pubescent ; toutes les fleurs que nous avons vues étaient hermaphrodites mais nous n'oserions affirmer que les axes des inflorescences étaient complets.

9. **Terminalia ombrophila** H. Perr.

Terminalia ombrophila H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 23 (1953) ; *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 46, fig. 10, 1-3 (1954).

Type : *2858 R.N.* (cité à tort *Service forestier 2858*), Rés. nat. nº 1, Ambodiriana, Tamatave ; Madagascar (holo-, P !).

Bien qu'assez largement répandue dans la Région Orientale cette espèce demeure encore mal connue, ses fleurs n'ayant jamais été récoltées. Elle ne manque pas de ressemblances avec *Terminalia tetrandra* (Danguy) R. Capuron et il se pourrait que ses fleurs aient un androcée réduit à un cycle.

Il s'agit d'un arbre parfois de grande ou très grande taille (jusqu'à 30 m et plus de hauteur sur 1 m de diamètre). Les feuilles sont lâchement rassemblées au sommet des rameaux courts ; elles ont un pétiole qui varie de 7 à 25 mm de longueur et un limbe de (6-) 8-20 cm sur 3-8 cm, de forme obovale, longuement atténué en coin sur le pétiole ; les marges sont nettement dentées. La nervure principale et les nervures secondaires (10-12 paires) sont bien saillantes dessous ; ces dernières sont obliques (elles quittent la côte médiane sous un angle de 45º environ) et ont le plus souvent une petite domatie à leur aisselle ; les nervures secondaires sont assez largement espacées (1-1,5 cm). Le limbe adulte paraît glabre mais, sous la loupe, on peut apercevoir à la face inférieure de nombreux petits poils blanchâtres, courts et apprimés.

Les axes des infrutescences mesurent 8-20 cm de longueur ; ils portent des traces nettes de pubescence. Les fleurs hermaphrodites sont probablement très nombreuses car il y a de nombreux fruits et les supérieurs sont insérés près du sommet de l'axe des infrutescences. Les fruits sont ovoïdes-elliptiques, de grosse taille (21-32 mm sur 12-19 mm) ; sessiles ou portés par un pied très court, ils sont le plus souvent brièvement apiculés au sommet. Le noyau a une surface très rugueuse, creusée de très nombreuses cavités irrégulières plus ou moins alignées ; à peu près à mi-distance entre la cavité séminale et la périphérie, le noyau est creusé de grosses lacunes remplies d'un tissu spongieux-résineux (dans *T. tetrandra* ces lacunes sont tout près de la périphérie). Le calice floral ne persiste pas sur le fruit.

Actuellement connu de Sambava à Tamatave, *T. ombrophila* se rencontre depuis le bord de la mer jusque vers 900-1 000 m d'altitude.

Divers noms locaux lui sont appliqués : Mantaly, Mantady, Atafanala, Tafanala, Voantsatritraka.

Les échantillons suivants sont à rapporter à cette espèce :

Est : *27664 S.F.*, nord de Nosiarina (basse Bemarivo du nord-est) ; *31 R. 272*, Andranomena près d'Ambodihasina, Sambava ; *9163 S.F.*, baie d'Antongil, environs d'Andratambe, basse Vohilava (bassin de la Rantabe) ; *22840 S.F.*, forêt littorale sur sables, Anandrovola, sud de Rantabe ; *92 R. 301*, Ankaramy, Antsirabe, Mandritsara ; *1312 S.F.*, Ambavala, Mananara ; *4939 S.F.*, bords du ruisseau de Namantoana, près de Beankora, Soanierana-Ivongo ; *23790 S.F.*, forêt sublittorale sur sables, Sahavolamena, sud de Soanierana-Ivongo ; *331 R. 107*, *22115 S.F.*, Tampolo, nord de Fénérive ; *21777 S.F.*, Ankaradina, près d'Andapabe, Fénérive ; *10551 S.F.*, Anosikonkana, près d'Antetezana, sud de Foulpointe ; *12629 S.F.*, forêt d'Andriantantely, près d'Amboditavolo, Lohariandava, Brickaville vers 600 m d'altitude.

10. **Terminalia subserrata** H. Perr.

Terminalia subserrata H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 27 (1953) ; *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 55, fig. 13, 6-8 (1954).

Type : *Perrier 19237*, rives de l'Onilahy près d'Andranomiditra, Madagascar (holo-, P !).

Cette espèce remarquable, paraissant localisée dans le sud-ouest de l'île, est tantôt un petit arbre tortueux et bas branchu, tantôt, lorsqu'il croît en sol relativement profond, un bel arbre qui peut dépasser une vingtaine de mètres de hauteur et atteindre un diamètre de 0,50 m et plus. L'écorce qui recouvre le tronc et les grosses branches est très profondément crevassée ; les couches externes du rhytidome finissent par se détacher en assez longues lanières qui restent longtemps fixées à leur support et lui donnent en quelque sorte un aspect « échevelé » ; ces lanières finissent par tomber et s'accumulent à la base du tronc. La cime des arbres adultes est très irrégulière, ne rappelant en rien celle des *Terminalia* typiques.

Le type de ramification sympodiale qui nous a servi à définir le groupe « Taly » n'est pas toujours, en herbier tout au moins, nettement évident ; c'est qu'ici, et on ne s'y attendrait pas pour un végétal croissant dans une région très sèche, les rameaux courts prennent souvent, à chaque période de végétation, un grand développement et les feuilles qu'ils portent peuvent être séparées par des entrenœuds de 0,5 à 2 cm de longueur ; précisons que ces rameaux courts, qui ici méritent assez peu ce nom, portent des feuilles régulièrement espacées depuis leur base jusqu'à leur sommet. Néanmoins, si l'échantillon d'herbier est assez copieux, il est toujours possible de trouver les véritables rameaux longs caractérisés par l'absence, sur la plus grande partie de leur longueur, de cicatrices foliaires.

Les feuilles, elliptiques, lancéolées, à marges grossièrement dentées (souvent depuis leur base), sont portées par un pétiole relativement grêle et sont souvent plus ou moins pendantes ; elles ressemblent beaucoup à celles de certains *Elaeocarpus*. Il y a des domaties, parfois très petites, à l'aisselle des nervures secondaires. Nous n'avons vu qu'un seul échantillon en fleurs ; ses inflorescences, longues d'environ 3 cm (dont 0,5 cm pour le pédoncule), ont un axe glabrescent ; les fleurs inférieures (8-10 au moins) sont hermaphrodites et ont un ovaire glabre légèrement atténué en pédicelle à la base ; les fleurs mâles ont un pédicelle de 1,5 mm environ. Le calice, glabre extérieurement ou presque, est en coupe 5-lobée largement étalée. Les étamines sont longuement exsertes. Les fruits, ovoïdes ou parfois presque globuleux, ont en général une surface luisante sur le sec ; ils sont munis à leur base d'une courte (1-3 mm) et robuste constriction formant pédicelle.

T. subserrata, propre au sud-ouest de l'île, paraît surtout localisé sur le plateau de calcaires éocènes ; il est surtout abondant dans les zones de transition entre le bush et les forêts tropophylles ; on le rencontre cependant aussi dans le bush proprement dit, dans des stations particulièrement sèches. Il est connu sous des noms divers : Tsikala, Sarirotse, Roidrotse, Hazobe.

Nous lui rapportons les échantillons suivants :

Sud-Ouest : *10653 S.F.*, Ambalanora, près de Milomboka, Befandriana-Sud ; *13304 S.F.*, sables et alluvions à l'est d'Antanimihevy, piste d'Ankora (Befandriana-Sud) ; *24138 bis S.F.*, calcaires éocènes, nord de Maromiandra, basse vallée du Fiherenana ; *20782 S.F.*, calcaires éocènes vers le P.K. 28, route Tuléar-Sakaraha ; *6928 S.F.*, *8033 S.F.*, *13511 S.F.*, environs de Beando, vers le P.K. 50-60, route Tuléar-Sakaraha ; *10657 S.F.*, Ankorohoro, près d'Anadabodo, Tongobory.

11. **Terminalia rhopalophora** R. Capuron sp. nov. (Pl. IV)

Arbor excelsa ad 30 m et ultra alta, ad 1 m et ultra diam., cortice trunci ut in *T. Mantaly* sublaevi ; ramuli terminales elongati robusti (3-6 mm diam.), longissimi (10-30 cm) abbreviati robustissimi (10-16 mm diam.). Folia caduca, apice ramulorum abbreviatiorum cum inflorescentiis densissime fasciculati numerosi (10-20 et ultra), magna, petiolata (petiolo (1,5-) 3-7 cm longo), limbo obovato (6,5-) 11-16,5 cm longo, (2,5-) 5-8 cm lato, apice late rotundato nonnunquam leviter emarginato, e tertia parte superiore basin versus longe attenuato et in petiolum transiente, adulto subcoriaceus, saepe supra lucido, marginibus integris ; costa supra plana, subtus valde promineus ; nervi secundarii 10-12-jugi, utroque latere manifeste prominuli. Inflorescentiae 10-14 cm longae (pedunculo 1-3 cm longo incluso) ; flores inferiores (ca 5-10) hermaphroditi 6-7 mm alti, superiores masculi numerosi pedicellati (pedicello ca 2 mm longo) ; ovarium (3,5-4 mm altum) basi breviter constrictum, apice subtus calycem attenuatum, calyx (in floribus foemineis ca 3 mm, in masculis 2,5 mm diam. et altus), basi valde concavus, cupuliformis, usque ad medium 4-5-lobatus, lobis erectis subaequilateralibus. Stamina 8-10, alternisepala parum exserta, oppositisepala subinclusa ; discus annularis, crassus, lobulatus, pilis sat longis (inclusis) ingrescentibus vestitus ; stylus glaber, inclusus.

Fructus ovoideo-oblongus, 35-40 mm longus, 17-20 mm diam., basi pedicello spurio breve (2-3 mm) fulvo, suberoso-squamoso, endocarpio osseo extus carinis longitudinalibus instructo (carinae irregulares, margine libera irregulariter incrassata, inter se carinis transversalibus plus minus conjunctae).

In praesentia mihi videtur utile duas varietates distinguere :
nervorum foveolata.

Var. *rhopalophora* : Folia in axillis

Type : *2168 R.N.*, Betsakoaka, Soalala, Madagascar (holo-, P !).

Var. *analalavensis* var. nov. : Folia in axillis nervorum efoveolata.

Type : *18812 S.F.*, forêt d'Ambondro-Ampasy, base ouest de la presqu'île d'Antonibe, Analalava, Madagascar (holo-, P !).

Terminalia rhopalophora est un grand arbre du Domaine de l'Ouest, atteignant parfois 25-30 m de hauteur et près de 1 m de diamètre. L'écorce qui recouvre le tronc est analogue à celle de *T. mantaly* : lisse avec des sillons longitudinaux très peu profonds. Les branches sont étalées et régulièrement étagées. Les rameaux longs sont robustes et atteignent 10 à 30 cm de longueur ; à l'état adulte, ils sont souvent recouverts d'une écorce cendrée, plus ou moins craquelée transversalement ; les rameaux courts qui les terminent sont de gros diamètre (10-16 mm), ce qui donne à l'ensemble rameau long-rameau court l'aspect d'une massue (d'où le nom de l'espèce). Les écailles gemmaires sont très tôt caduques. Les feuilles, de grande taille, sont groupées en bouquets très denses qui, sur le terrain, sont assez caractéristiques. Les fleurs sont remarquables par leur calice en coupe profonde et relativement étroite, bordée par des dents qui restent dressées ; les étamines alternisépales sont seules faiblement exsertes. Les fruits, de grosse taille, avec un court et robuste apicule au sommet, sont de teinte fauve ; ils sont comme recouverts d'une sorte d'enduit mat qui se fragmente souvent en très petites plaques ; ce caractère sépare cette espèce de toutes les précédentes. Le noyau a une surface très irrégulière, parcourue par de profonds sillons longitudinaux séparés entre eux par des sortes de carènes ou de cloisons à bords irrégulièrement épaissis ; de petites cloisons transversales réunissent souvent les cloisons principales.

Nous avons distingué deux variétés.

Dans la variété *rhopalophora* les nervures secondaires sont munies, à leur aisselle, de domaties poilues très développées. En outre, les axes de l'inflorescence, les ovaires et les pédicelles sont densément pubérulents-soyeux ; souvent le limbe adulte présente aussi, à sa face inférieure, d'assez nombreux poils apprimés (peu visibles à l'œil nu).

L'absence de domaties à l'aisselle des nervures secondaires nous paraît le caractère le plus important pour séparer la variété *analalavensis* de la précédente. Les feuilles, dans leur extrême jeunesse, sont pubescentes-soyeuses mais dès qu'elles ont atteint leur taille définitive elles sont totalement glabres. Les axes des inflorescences et l'extérieur des fleurs sont totalement glabres mais ce caractère n'a probablement pas beaucoup d'importance. Nous ignorons malheureusement les fruits de cette variété. Le type est appelé par les Malgaches : Sariramy, Habiboala ou Talinala ; la variété : Taliala.

Les échantillons suivants sont à leur rapporter :

Var. *rhopalophora* :

Ouest (Ambongo, Boïna et Menabe) : *Perrier 2159*, grès dénudé du Sambao, près d'Ambonara ; *24577 S.F.*, forêt de Tsimembo, est d'Ambereny, Antsalova ; *7220 S.F.*, forêt d'Analatelo, entre Antsaronanala et Manamby, Mahabo ; *5306 S.F.*, forêt de Menahavo, Manja.

Var. *analalavensis* R. Capuron :

Ouest : *64 R. 259*, *49 R. 301*, forêt d'Ambondro-Ampasy, base ouest de la presqu'île d'Antonibe, Analalava.

12. **Terminalia belini** R. Capuron sp. nov. (Pl. V)

Terminalia micans R. Cap., nom. inval., Les Combrétacées arbustives et arborescentes de Madagascar : 44 (1967) ; non *T. micans* Hand-Mazz.

Arbor 10-20 m alta, trunco 0,40-0,50 m diam., cortice trunci plus minus corrugato. Ramuli elongati (15-20 cm longi) robusti (4-6 mm diam.). Folia apice ramulorum abbreviatorum fere semper dense approximata, juvenilia utrinque sericea ; folia adulta supra glabra vel glabrescentia, subtus sat dense puberula (diu tactu mollia), petiolo 3-7 cm longo, limbo late obovato (8-15 cm longo, 5-10,5 cm lato) apice rotundato aut truncato, vel saepius late emarginato-cordato, ultimo apice acuminato, e tertia parte superiore basin versus attenuato, basi rotundato vel anguste cordato. Costa et nervi laterales (ca 10-jugi, patentes) supra plani, subtus valde prominentes, in axillis domatiiferi ; nervi tertiarii bene aspectabiles, saepe basi domatiiferi ; margines minutissime denticulati, ciliati. Inflorescentiae 9-15 cm longae (pedonculo 2-3 cm longo incluso), axi dense adpresse sericeo ; flores pentameri, inferiores (ca 5-12) hermaphroditi, ovario ovoideo (basi sessili, apice attenuato) dense sericeo, superiores masculi, pedicello sericeo (2-3 mm longo) ; calyx extus glaber vel glabrescens, patulus, profunde lobatus, cito caducus. Stamina valde exserta. Fructus globosus vel vix ovoideus, ad 20 mm diam., pericarpio fulvo extus squamoso-suberoso.

Type : *18992 S.F.*, massif calcaire de l'Ankarana, nord-ouest de Madagascar (holo-, P !).

Terminalia belini est un arbre de 10-20 m à écorce du tronc assez profondément fissurée. Les organes jeunes sont recouverts d'une abondante pubescence soyeuse, de couleur fauve doré, assez luisante. Cette pubescence persiste longtemps sur le pétiole et à la face inférieure du limbe qui reste longtemps douce au toucher ; la face supérieure conserve des poils sur le trajet des nervures principales et secondaires ; les pétioles sont relativement grêles et sous le poids du limbe les feuilles sont presque toujours nettement pendantes. Le sommet du limbe est très souvent tronqué ou échancré en cœur, les nervures latérales supérieures dépassant alors la médiane ; le fond de l'échancrure étant presque toujours occupé

par un acumen triangulaire, il en résulte que l'ensemble du sommet de la feuille paraît plus ou moins trilobé. Vers le bas, le limbe s'atténue tantôt en coin aigu sur le haut du pétiole, tantôt au contraire en coin brusque et plus ou moins arrondi, ou bien encore il forme comme deux petites oreillettes (souvent inégales). Les marges sont très finement denticulées, le sommet des dents étant muni, au moins au début, d'un petit pinceau de poils et d'une glandule fusiforme.

Les nervures secondaires sont presque toutes munies d'une domatie à leur aisselle ; il en est de même des nervures tertiaires qui, plus ou moins régulièrement obliques par rapport aux secondaires, forment un réseau assez nettement scalariforme.

Les fruits, sphériques ou très largement ovoïdes, non vus d'ailleurs à maturité complète, ont une surface fauve, écailleuse-liégeuse semblable à celle des *T. rhopalophora*, *T. crenata*, etc.

T. belini est très affine de *T. crenata* Tul. et il eut peut-être été préférable de le considérer comme une simple sous-espèce de ce dernier. On l'en séparera par ses feuilles plus petites et densément groupées, son abondante pubescence, ses nombreuses domaties et ses marges très finement dentées. Somme toute ces caractères, pris isolément, ont peu de valeur. Au demeurant un échantillon (*70 R. 6*), malheureusement stérile, provenant de la montagne des Français pourrait être considéré comme intermédiaire entre les deux espèces : port de *T. crenata* mais traces de pubescence analogue à celle de *T. belini*.

Nous rapportons à cette espèce les échantillons suivants :

Ouest (Nord): *727 R. 1*, *6162 S.F.*, *18971 S.F.*, *19452 S.F.* (part du précédent), *22688 S.F.*, *23388 S.F.*, massif calcaire de l'Ankarana.

13. **Terminalia crenata** Tul.

Terminalia crenata Tul., *Annls, Sci. nat.*, sér. 4, **6** : 91 (1857) ; H. Perrier de la Bathie, *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 23 (1953) ; et *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 46, fig. 11, 1-2 (1954).

Type : *Boivin 2683*, baie de Diégo-Suarez, Madagascar (holo-, P !).

Cet arbre, qui atteint parfois 15-20 m de hauteur, à écorce plus ou moins crevassée, est facilement reconnaissable à ses grandes feuilles plus ou moins pendantes lâchement rassemblées sur les rameaux courts. Le pétiole, pruineux-glauque à sa base, atteint (3-) 5-9 cm ; le limbe, oblong ou largement elliptique, de 10-20 cm de longueur jusqu'à 12 cm de largeur, a des marges assez grossièrement dentées-crénelées ; au début les dents sont munies à leur extrémité d'une glandule fusiforme et d'un pinceau de poils ; adultes, les feuilles sont glabres ou ne portent, en dessous, qu'une pubescence éparse (visible à la loupe). Le sommet est largement arrondi ou tronqué, assez souvent émarginé ; souvent, un acumen plus ou moins développé prolonge l'extrême sommet du limbe. La base est arrondie ou en cœur, souvent dissymétrique, les deux moitiés pouvant se terminer sur le pétiole à une hauteur différente et l'une pouvant être en coin alors que l'autre est cordée. La nervure principale et les secondaires (10-12 paires) sont bien saillantes dessous, celles-ci exceptionnellement munies de domaties ; les nervures tertiaires, plus ou moins visibles

mais non saillantes, un peu scalariformes, sont dépourvues de domaties. Sur le sec, le limbe est nettement discolore, rougeâtre ou brun rougeâtre dessus, verdâtre dessous ; il est presque toujours plié en long suivant la nervure médiane.

Les inflorescences ont 10-15 cm de longueur (dont 2-4 cm pour le pédoncule) ; l'axe est densément mais très brièvement pubérulent ; les fleurs hermaphrodites (10 à 20, parfois plus) ont un ovaire sessile, très légèrement atténué en bec au sommet, muni d'une courte pubescence apprimée ; les pédicelles des fleurs mâles sont également pubescents, Le calice, glabre extérieurement sauf près de sa base, est à 5 lobes. Les étamines sont longuement exsertes.

Les fruits sont sphériques ou très légèrement ovoïdes et mesurent 13-15 mm de diamètre. Leur surface est fauve, écailleuse-liégeuse. Le noyau occupe presque tout le volume du fruit et a une section légèrement sinuée sur ses bords ; il ne semble pas y avoir, sur sa périphérie, de zone lacuneuse.

T. crenata n'est actuellement connu que du pourtour de la baie de Diégo-Suarez, où il est parfois appelé Mantaly.

Nous lui rapportons les échantillons suivants :

Ouest (Nord) : *Ursch 140* (indiqué à tort « *Decary 140* » par Perrier de la Bathie), province de Diégo-Suarez ; *20910 S.F.*, sud-ouest du village d'Andrakaka, rivage ouest de la baie de Diégo-Suarez ; *Bernier 222* (2e envoi), montagne d'Ambouitch (Ambohitra, montagne d'Ambre), sud de Diégo-Suarez ; *78 R. 6*, *7026 S.F.*, *20091 S.F.*, *Homolle 364*, montagne des Français, est de Diégo-Suarez.

14. **Termianalia exsculpta** Tul.

Terminalia exsculpta Tul., *Annls Sci. nat.*, sér. 4, **6** : 93 (1857) ; H. Perrier de la Bathie, *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 27 (1953) ; et *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 55 (1954).

Type : *Boivin s. n.* ; Nossi-bé, Madagascar (holo-, P !).

Cette espèce est restée longtemps connue par le seul échantillon-type récolté par Boivin à Nossi-bé, le long du ruisseau Andradroit (Androadroatra) ; il est fort probable que dans cette localité, très cultivée, l'espèce a disparu. Nous l'avons retrouvée (*18945 S.F.*) dans un vallon du versant sud du massif de l'Andavakoera, au nord de Betsiaka (Ambilobe). Il s'agissait là d'un grand arbre de 25 m de hauteur et 0,90 m de diamètre. Dans cette espèce, les jeunes pousses et les axes des inflorescences sont recouverts d'une dense pubescence roussâtre doré. Les feuilles sont lâchement groupées sur les rameaux courts et souvent rassemblées par 4-5 en pseudoverticilles superposés ; à l'état adulte elles sont glabres sauf sur le pétiole ; quelques rares poils persistent aussi sur les deux faces à la nervure principale. Dans notre échantillon, le pétiole, muni à sa base d'une pruine glauque, mesure 1,5-3 cm ; le limbe (7-16 cm sur 2-5 cm), environ trois fois plus long que large, est tantôt oblong et obtus aux deux extrémités, tantôt elliptique et alors souvent atténué-aigu aux deux extrémités (assez souvent dissymétrique à la base) ; il est parfois aussi étroitement obovale. La nervure principale, bien saillante dessous, est un peu déprimée à la face supérieure mais parcourue par une très fine carène longitudinale. Les nervures secondaires,

au nombre de 10-20 paires, étalées, visibles sur les deux faces, sont très fines et en dessous très légèrement saillantes près de leur base ; il y a une domatie poilue à leur aisselle. Les marges du limbe, surtout au voisinage de son sommet, présentent des denticulations à peine perceptibles. Les inflorescences ont des axes robustes et dressés (les plus longues mesurent 8 cm sur notre échantillon mais sont probablement incomplètes). Les fleurs sont 4-mères. Les inférieures, hermaphrodites, ont un ovaire sessile, largement ovoïde, muni de quelques sillons longitudinaux, densément recouvert d'une pubescence fauve doré ; les fleurs mâles ont un pédicelle extrêmement court ; le calice, à 4 lobes profonds, est densément pubérulent sur sa face externe. Les étamines sont longuement exsertes.

Le fruit (3,5-4 cm sur 2,3-2,5 cm) est ovoïde, apiculé au sommet, de couleur fauve, il a une surface analogue à celle de *T. crenata*, *T. sulcata*, etc.

15. **Terminalia septentrionalis** R. Capuron sp. nov. (Pl. III)

Arbor parva vel mediocris ad 10 m alta et 0,60 m diam., fere omnino glabra. Ramuli elongati (4-10 cm longi) graciles (1-2 mm diam.). Folia laxe apice ramulorum abbreviatorum conferta ; petiolus 0,8-2,5 (-3) cm longus, basi glauco-pruinosus ; limbus (3-7,5 (-10) × 1,5-5 cm), discolor sat late obovatus, apice late rotundatus, e tertia parte superiore basin versus attenuatus, basi abrupte rotundatus vel obtuse cuneatus vel nonnunquam leviter cordatus, marginibus integris vel ad apicem minutissime denticulatus ; costa robusta, supra plana vel leviter impressa, subtus prominens ; nervi secundarii 8-12-jugi, graciles sed bene aspectantes, patuli, basi domatia destituti (vel domatia infima instructi). Inflorescentiae 3-6 cm longae, axi pilis adpressis rarissimis instructo ; flores 4-meri, extus glaberrimi ; ovarium sessile ; pedicellus (flor. masculorum) ca. 1,5-2 mm longus ; calyx patulus, profunde lobatus. Fructus ellipsoideo-oblongus (18-20 × 12 mm) fulvus, dense squamoso-suberosus.

Type : *22991 S.F.*, forêt d'Orangéa, est de Diégo-Suarez, Madagascar (holo-, P !).

T. septentrionalis est certainement très affine des autres espèces du nord de l'île qui présentent des fruits à surface fauve, squamuleuse (en particulier *T. crenata*, *T. sulcata*, *T. exsculpta*). De toutes ces espèces, on le différenciera par ses rameaux grêles et ses feuilles de taille relativement petite. Nous noterons aussi sa glabréité presque totale (seules les très jeunes feuilles, venant juste de sortir du bourgeon, sont pubescentes ; il y a aussi de rares poils sur l'axe des inflorescences). Les Malgaches le nomment Mantalia ou Kolohoto.

Il semble qu'il puisse s'hybrider avec *T. crenata* ; c'est tout au moins ce que nous suggère l'existence, dans la forêt d'Orangéa, d'assez nombreux pieds d'un *Terminalia* paraissant présenter des caractères intermédiaires entre les deux espèces et dont nous possédons trois échantillons : *22983 S.F.*, *23270 S.F.*, *24687 S.F.* Dans ces échantillons les organes adultes sont glabres ; les feuilles, plus petites dans l'ensemble que celles de *T. crenata*, rappelant un peu leur forme et légèrement crénelées, sont nettement plus grandes que celles de *T. septentrionalis* ; les axes de l'inflorescence ne portent que des poils épars et les fleurs (5-mères) sont glabres extérieurement. Le fruit est nettement elliptique comme dans *T. septentrionalis*. S'agit-il d'une forme de *T. crenata* ou d'un hybride ? Il est assez difficile de répondre.

Nous rapportons à *T. septentrionalis* les échantillons suivants :

Ouest (Nord) : *12039 S.F.*, *20944 S.F.*, *24676 S.F.*, forêt d'Orangéa, sur sables et calcaires à polypiers, est de Diégo-Suarez ; *Bernier 95* (2e envoi), montagnes d'Antsingui (montagne des Français), Diégo-Suarez ; *14265 S.F.*, Analabe, près de Ambolobozobe (embouchure de la Saha-

raina) ; *23311 S.F.*, forêt de Sahafary, sur sables, bassin de la Saharaina ; *Humbert 19101, 19101 bis*, restes de forêt tropophile, près d'Ampasimiaty, à l'ouest de l'Analamera ; *9420 S.F.*, massif de l'Analamera.

16. **Terminalia sulcata** Tul.

Terminalia sulcata Tul., *Annls Sci. nat.*, sér. 4, **6** : 94 (1857) ; H. Perrier de la Bathie, *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 27 (1953) ; et *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 56, fig. 14, 1 (1954).

Type : *Richard 72*, Vohémar, Madagascar (holo-, P !).

Comme *T. exsculpta*, dont elle paraît très voisine, cette espèce est demeurée très longtemps connue par le seul échantillon récolté par Richard, aux environs de Vohémar, en 1837. Elle a été retrouvée dans la forêt côtière située immédiatement au sud de Vohémar et nous avons pu y observer de nombreux individus. Il s'agit d'un arbre qui peut atteindre une vingtaine de mètres de hauteur et 0,70 m de diamètre. L'écorce du tronc et des grosses branches est très nettement platanoïde.

Comme dans *T. exsculpta* les feuilles sont lâchement rassemblées sur les rameaux courts ; ceux-ci sont couverts d'une dense pubescence fauve ou ferrugineuse qui devient grisâtre en vieillissant. Le même tomentum recouvre les pétioles et les jeunes feuilles ; le limbe adulte (qui atteint jusqu'à 14 cm sur 5 cm) reste pubescent et doux au toucher à sa face inférieure ; sa face supérieure conserve également de nombreux poils mais ils sont peu visibles et abondent surtout sur la nervure principale ; celle-ci est très saillante à la face inférieure ; les nervures secondaires (7-15 paires) sont finement déprimées à la face supérieure et bien saillantes dessous ; elles ont, à leur aisselle, de petites domaties plus ou moins cachées par la pubescence.

Nous n'avons vu que des fragments d'inflorescence, munis de fleurs mâles ; ces fleurs (5-mères) ont les mêmes caractères que dans *T. exsculpta* mais sont un peu plus longuement pédicellées (1 mm au lieu de 0,5 mm).

Les fruits sont largement ovoïdes-oblongs (20-25 mm sur 16-20 mm), sessiles, sans apicule au sommet ou à apicule réduit à une bosse très obtuse ; leur surface, fauve, est densément squamuleuse-liégeuse. Le noyau a une surface très anfractueuse (dépressions profondes, très irrégulières, séparées par des saillies plus ou moins longitudinales).

T. sulcata, sans doute très voisin de *T. exsculpta*, s'en distingue aisément, pour l'instant tout au moins, par ses feuilles à nervures secondaires bien saillantes à la face inférieure, densément poilues en dessous même à l'état sénescent ;

Cette espèce est appelée localement Mantaliala.

A *T. sulcata* se rapportent, outre le type, les échantillons suivants :

Est (Nord) : *14178 S.F., 15128 S.F., 24862 bis S.F.*, forêt littorale, sur sables, au sud de Vohémar.

Sous-groupe A 2 : Fruits ailés

1 — **Feuilles très densément groupées au sommet des rameaux.**

2 — Aile du fruit très étroite n'atteignant pas la largeur du noyau, celui-ci à section transversale circulaire. Fruit, ailes comprises, ne dépassant pas 15 mm de largeur. Feuilles petites (8-35 mm sur 3-7 mm) à nervures secondaires très ascendantes, dépourvues de domaties à leur aisselle. Inflorescences courtes (au plus 20 (-25) mm). Calice étalé. Étamines longuement exsertes. Fréquemment, des rameaux transformés en épines. Écorce du tronc platanoïde. Espèce du Sud.

3 — Ailes du fruit réduites à un simple rebord atteignant à peine 1 mm de largeur. Fruit de 13-17 mm de longueur et de 10-13 mm d'épaisseur, sessile, à péricarpe recouvert d'une très courte mais très dense pubescence soyeuse d'abord fauve puis grisâtre. 17. *T. disjuncta*

3′ — Ailes du fruit atteignant 2-3 mm de largeur dans leur partie la plus large. Fruit de (15-) 20-30 mm de longueur et de (5-) 7-9,5 mm d'épaisseur, glabrescent ou glabre, en tout cas non soyeux, très souvent porté par un pédicelle le long duquel les ailes s'atténuent en coin très étroit. 18. *T. divaricata*

2′ — Ailes du fruit au moins aussi larges que le noyau, souvent beaucoup plus larges. Fruit, ailes comprises, dépassant presque toujours 20 mm de largeur (exceptionnellement de 13-16 mm mais alors ailes plus larges que le noyau). Très rarement des rameaux transformés en épines.

4 — Feuilles munies de domaties (parfois très petites) à l'aisselle des nervures secondaires. (Si nervures secondaires bien saillantes à la face inférieure, voir n° 25, *T. tropophylla*.)

5 — **Fruit à noyau muni, sur chacune de ses faces, de 2-4 petites ailes supplémentaires, minces,** à bord tranchant et plus ou moins ondulé. Fruit (rouge à maturité), ailes comprises, en général nettement plus long que large, muni d'une courte pubescence apprimée presque toujours peu visible à l'œil nu. Arbre des lieux frais, à branches étalées horizontalement ; écorce du tronc lisse, munie de lignes longitudinales de lenticelles. Espèce de l'Ouest-Sud. 20. *T. tricristata*

5′ — Fruit à noyau lisse (ou muni de carènes supplémentaires très inconstantes, et, dans ce cas, **fruit de contour généralement circulaire).**

6 — Fruit de contour circulaire ou elliptique, très nettement pubescent (et même parfois velu).

7 — Feuilles sessiles ou presque de 10-40 mm de longueur et au plus 10 mm de largeur. Nervures très ascendantes. Ovaire pubescent-apprimé (poils en T). Écorce du type Vigne. Espèce de la région de Soalala (Ouest). 21. *T. pauciflora*

7′ — Feuilles presque toujours nettement pétiolées, dépassant en règle générale 35 mm de longueur et (10-) 15 mm de largeur. Ovaire longuement pubescent-hérissé (poils simples). Écorce platanoïde. Espèce de l'Ouest-Nord. 23. *T. neotaliala*

6′ — Fruit de contour elliptique, nettement plus long que large (25-30 mm sur 13-18 mm) à peu près également atténué vers ses deux extrémités, paraissant glabre ou presque à l'œil nu. Feuilles de 3-8 cm de longueur, en partie très nettement pétiolées. Écorce du type Vigne. Espèce de la région d'Ambilobe. 24. *T. exelliana*

4′ — Feuilles dépourvues de domaties. Fruit de contour orbiculaire (très rarement plus long que large).

8 — Fruit entièrement d'un beau rouge à maturité, presque toujours nettement pubescent.

9 — Calice en coupe étroite et profonde bordée par des lobes aigus. Étamines presque incluses, dépassant peu le sommet des lobes du calice. Écorce du tronc platanoïde. Feuilles très variables. **Espèce très commune dans le Sud-Ouest et le Sud, de port extrêmement variable (étalé ou pleureur).** 19. *T. seyrigii*

9′ — Calice en coupe largement étalée. Étamines longuement saillantes. Feuilles ne dépassant pas 30 mm sur 10 mm. Port étalé. Écorce du type Vigne. 21. *T. pauciflora*

8′ — Fruit, à maturité, vert ou panaché de vert et de pourpre noirâtre, avec au plus çà et là, sur les ailes, des zones un peu teintées de rouge. Fruit glabre ou muni d'une très courte pubescence apprimée (visible seulement parce qu'elle tranche sur la couleur sombre du fruit). Feuilles les plus grandes atteignant exceptionnellement 25 mm de longueur. Calice en coupe largement étalée. Étamines longuement exsertes. Petits arbres à rameaux étalés, à écorce du tronc du type Vigne. Espèce du Sud. 22. *T. cyanocarpa*

1′ — Feuilles lâchement disposées au sommet des rameaux.

10 — Feuilles à 15-20 paires de nervures secondaires très saillantes à la face inférieure du limbe. Limbe de grande taille (10-16 cm sur 6-9 cm). Inflorescence de (5-) 9-12 cm. Espèce de l'Ambongo. 26. *T. namorokensis*

10′ — Feuilles ayant au plus 10 paires de nervures secondaires.

11 — Fruit rouge à maturité, souvent en forme de cœur renversé ou plus large que haut. En général, au plus une dizaine de fruits développés par infrutescence. Inflorescences ayant toujours des fleurs nombreuses. Espèce du Sambirano et de l'Ouest. 25. *T. tropophylla*

11′ — Fruit jaune à maturité, à ailes minces, porté par un long pédicelle grêle. En général fruits très nombreux par infrutescence. Inflorescences à fleurs toutes hermaphrodites. Espèce du Sambirano-Sud. 27. *T. perrieri*

17. **Terminalia disjuncta** H. Perr.
(Pl. VI)

Terminalia disjuncta H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 31 (1953) (excl. spec. *Perrier 6364* et *Decary 1474* qua *T. cyanocarpa* pertinent) ; *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 66, fig. 17, 3-6 (excl. 1-2, *T. cyanocarpa*) (1954).

Type : *Perrier 19176*, calcaires, lac Tsimanampetsotsa, Madagascar (holo-, P !).

T. disjuncta est un petit arbre, disons plutôt un arbuste, ne dépassant pas deux mètres de hauteur. Son tronc est revêtu d'une écorce très nettement platanoïde ; comme l'a signalé Perrier, le tronc est garni de grosses cicatrices saillantes laissées par les branches inférieures après leur chute ; les branches supérieures sont très rapprochées les unes des autres et prennent souvent un grand développement (jusqu'à 3-4 m de longueur) ; comme elles restent grêles elles ont tendance à retomber et s'appuyent sur les végétaux environnants. Les rameaux d'élongation (qui ne dépassent guère 2-2,5 cm de longueur) deviennent souvent spinescents en vieillissant, lorsque leur bourgeon terminal cesse de fonctionner ou qu'il est dépourvu de feuilles ; ce caractère apparaît nettement à l'examen de la figure 17, 2 de la Flore ; ce dessin montre en outre clairement l'aspect faussement « dichotomique » des ramifications : au niveau des rameaux courts (qui restent toujours extrêmement réduits) il naît presque toujours deux rameaux d'élongation qui divergent sous un angle à peu près constant.

Les inflorescences, de 1-1,5 cm de longueur, portent, contrairement à ce que dit Perrier, deux sortes de fleurs, vers le bas une ou deux fleurs hermaphrodites, plus haut quelques fleurs mâles ; les fleurs sont 4-mères ; l'ovaire est atténué en col sous le calice et celui-ci, à la fin de l'anthèse est largement étalé ; les étamines sont nettement exsertes.

Le péricarpe n'est pas glabre mais au contraire très densément recouvert de courts poils apprimés. La séparation de l'épicarpe en deux valves se fait lorsque le fruit a séjourné sur le sol mais, semble-t-il, indépendamment de la germination.

T. disjuncta n'est encore connu que du rebord du plateau calcaire dominant la rive orientale du lac Tsimanampetsotsa.

Les échantillons suivants lui appartiennent :

Perrier 19176, *Humbert et Swingle 5308*, *Service forestier 18649 S.F.*, *20616 S.F.*, *Bosser 15612*.

18. **Terminalia divaricata** H. Perr.
(Pl. VI)

Terminalia divaricata H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 35 (1953), excl. *Decary 10693* (*T. seyrigii*) et *1650 S.F.* (*T. bovinii*) ; *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 74, fig. 19 (1954).

Type : *Humbert 20094*, environs de Manombo, nord de Tuléar, Madagascar (holo-, P !).

Comme la précédente espèce, *T. divaricata* est représenté par des arbustes ou des petits arbres ne dépassant guère 3-4 m de hauteur, à tronc recouvert d'une écorce platanoïde. Les jeunes sujets ont un port typique de *Terminalia* mais le perdent rapidement car les branches, tout en s'allongeant, restent très grêles et retombent le long du tronc ; la cime des arbres adultes a, par suite, une forme cylindrique.

A l'état stérile ou en fleurs, l'espèce, en herbier tout au moins, est difficile à distinguer de *T. disjuncta* car assez souvent, comme dans ce dernier, les rameaux d'élongation deviennent plus ou moins spinescents. Généralement les feuilles de *T. divaricata* sont plus longues et relativement plus étroites que dans *T. disjuncta* (elles peuvent atteindre 35 mm de longueur sans dépasser 5 mm de largeur) mais ce n'est pas toujours le cas.

Les fruits, en revanche, permettent de séparer facilement les deux espèces. Dans *T. divaricata*, l'aile qui entoure le fruit, tout en restant moins large que le noyau (dont la section est circulaire ou presque) est nettement plus développée que dans *T. disjuncta* ; comme l'a indiqué Perrier, l'aile est souvent plus développée vers le haut mais il n'en est pas toujours ainsi, l'aile pouvant avoir la même largeur sur à peu près tout le pourtour du fruit (éch. *20810 S.F.* par exemple). Le plus souvent le fruit s'atténue en coin vers le bas pour former une sorte de pédicelle (qui peut atteindre 7-8 mm de longueur) mais quelquefois il est presque sessile. Les fruits mesurent, ailes et pédicelle compris, (15-) 20-30 mm de longueur sur 9-15 mm de largeur ; leur épaisseur oscille entre (5-) 7 et 9,5 mm. A maturité le péricarpe est glabrescent ou muni d'une courte pubescence apprimée assez épaisse et peu visible.

Comme dans l'espèce précédente l'épicarpe finit par se séparer du noyau en formant deux valves.

T. divaricata est actuellement connu depuis la vallée de la Manombo jusque dans la région Tsihombe-Beloha. On le trouve aussi bien sur les terrains sableux (dunes récentes ou anciennes, sables roux) que sur les rocailles du plateau calcaire éocène.

Nous lui rapportons les échantillons suivants :

Sud : *F. Chauvet 395*, entre Tuléar et Manombo ; *Perrier 12813*, *Rauh s. n.* ; *Bosser 10159*, environs de Tuléar ; *F. Chauvet 172*, *225*, *231*, plateau calcaire aux environs est de Tuléar ; *20810 S.F.*, *F. Chauvet 205*, calcaires et sables roux entre la colline de la Table et la baie de Saint-Augustin ; *18638 S.F.*, *20175 S.F.*, *20827 S.F.*, *F. Chauvet 193*, *364*, environs de la grotte de Sarodrano, Tuléar ;

Humbert 2597 (t. Perrier, échantillon non vu), vallée de l'Onilahy, près de l'estuaire ; *20620 S.F.*, *20621 S.F.*, plateau calcaire, nord-est du lac Tsimanampetsotsa ; *20628 S.F.*, entre Efoetsy et Itampolo ; *Rauh s. n.*, Itampolo ; *20647 S.F.*, Bevontaka, rive droite de la basse Menarandra ; *22554 S.F.*, bush entre Marovato et Ankororoka, nord-est du cap Sainte-Marie ; *22547 S.F.*, bush, sur sables roux entre Tsihombe et Marovato.

19. **Terminalia seyrigii** (H. Perr.) R. Capuron comb. nov. (Pl. VII)

Terminalia seyrigii (H. Perr.) R. Capuron comb. nov.
Terminaliopsis seyrigii H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 21 (1953) ; *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 42, fig. 10, 5-6 (1954).
Terminalia monoceros H. Perr. p. p. (quoad specim. *Seyrig 279*, *Jard. Bot. Tananarive 5401* et *5402*, *Humbert 19479*, *1763 S.F.*, *Decary 9368*, *Humbert 2803*, *19407*, *19428*, *Decary 9522*, *Humbert 6737*, *12786*, *Grandidier s. n.*) ;
T. pauciflora H. Perr. non Tul. (quoad *Decary 9318*, *Humbert s. n.*, *14154*, *6788*) ;
T. obcordiformis H. Perr. p. p. (quoad *Humbert 12362*, *12931*, *Capuron 456*, *Decary 2588*) ;
T. obcordiformis H. Perr. var. *tricristata* H. Perr. (quoad *Perrier 6346*, *Grevé 271*, *Humbert 12515*)
T. taliala H. Perr. (quoad *Louvel 173*, *Perrier 6366*, *Decary 4470*) ;
T. capuronii H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 36 (1953) ; *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 79, fig. 20-4 (1954), quoad typus (*Capuron 497*) excl. *Humbert 20054* quod *T. tricristata* (Perr.) R. Cap. pertinet.

Type : *Seyrig 323*, environs de Beraketa, entre Antanimora et Isoanala, Madagascar (holo-, P !).

Même si l'on conservait le genre *Terminaliopsis* Danguy il ne serait pas possible d'y laisser *Terminaliopsis seyrigii* H. Perr. ; celui-ci, en effet, par ses fleurs à 8-10 étamines est sans conteste un *Terminalia*.

L'espèce est très variable et ce n'est qu'après de nombreuses observations, tant en herbier que sur le terrain, que nous sommes parvenu à en cerner à peu près les contours. Nous réunissons dans cette espèce les *Terminalia* présentant les caractères suivants :

Tronc recouvert d'une écorce à rhytidome caduc par plaques (platanoïde) ; ce caractère est visible dès que les sujets ont atteint un diamètre de l'ordre de 4-5 cm.

Feuilles groupées en bouquets denses au sommet des rameaux courts, de taille petite ou moyenne (au plus 7-8 cm de longueur), subsessiles ou brièvement pétiolées (pétiole d'au plus 5-7 mm) ; limbe obovale-cunéiformes ou obovale-oblong ou oblong, en règle générale densément soyeux dans sa jeunesse ; nervures secondaires visibles mais fines ou très fines, faiblement saillantes, toujours dépourvues de domaties à leur aisselle ; marges toujours entières.

Inflorescences en épis à axe grêle (et de ce fait presque toujours pendantes) et toujours pubescent ; fleurs hermaphrodites basales peu nombreuses à ovaire toujours pubescent ; fleurs mâles toujours pédicellées, à pédicelle pubescent ; coupe calicinale petite, profonde (à peu près aussi profonde que large), jamais étalée ; lobes calicinaux plus ou moins aigus, restant presque dressés ou faiblement étalés ; étamines courtes, les épisépales incluses ou à peine exsertes, les alternisépales faiblement exsertes, style ne dépassant pas le haut des lobes calicinaux.

Fruits (généralement un seul par infrutescence) toujours pubérulents, plus ou moins rouges à maturité complète, largement ailés, de contour général circulaire, ou, plus rare-

ment, elliptique ; noyau lisse ou avec une-plusieurs carènes obtuses supplémentaires, ces carènes parfois assez élevées mais généralement obtuses sur leur tranche.

D'autres *Terminalia* à fruits ailés croissent dans les mêmes régions que *T. seyrigii* ; tous ont des fleurs à calice largement étalé et des étamines longuement exsertes ; quelques autres caractères permettent également de les différencier :

T. disjuncta : ailes du fruit très étroites.

T. divaricata : c'est probablement l'espèce la plus facile à confondre avec certaines formes (var. *divaricatopsis*) de *T. seyrigii* ; dans cette espèce l'aile du fruit est plus étroite que le diamètre du noyau.

T. tricristata : écorce du tronc non platanoïde, lisse ; feuilles avec domaties très nettes ; ailes supplémentaires du fruit minces, bien individualisées, à bord mince.

T. cyanocarpa : écorce du tronc du type Vigne ; fruits non rouges à maturité, glabres ou presque.

T. tropophylla : écorce du tronc non platanoïde ; feuilles (le plus souvent lâchement groupées sur les rameaux courts) à nervures secondaires bien saillantes dessous ; fruits souvent nombreux et groupés en pseudocapitules.

T. gracilipes : écorce du tronc du type Vigne ; ramification d'un type différent (monopodiale) ; fruits minuscules.

Variabilité

Des variations, parfois très grandes, intéressent le port et divers organes : nous allons examiner les plus importantes :

Port. Pour le botaniste de terrain ses variations sont sans aucun doute les plus spectaculaires. Si dans le jeune âge *T. seyrigii* a toujours un port régulièrement étagé, à branches étalées, il n'en est plus toujours de même lorsque l'arbre grandit et on peut reconnaître trois types principaux.

Dans un premier cas les branches s'accroissent relativement peu en longueur et grossissent normalement : il en résulte qu'elles restent sensiblement horizontales, avec tout au plus une faible tendance à obliquer légèrement dans le bas ; ces individus ont donc le port typiquement étagé et étalé de nombreux *Terminalia*. Les individus ayant ce port se rencontrent sur toute l'aire de l'espèce (c'est le cas en particulier du type de l'espèce et de celui de *T. capuronii*).

Dans un deuxième cas, également répandu sur toute l'aire de *T. seyrigii*, les branches s'allongent considérablement tout en restant relativement grêles ; il en résulte que les branches pendent longuement (port pleureur de type 1).

Le troisième cas enfin, que l'on observe dans la partie sud-orientale de l'espèce, est une exagération du cas précédent ; les branches sont encore plus grêles, et forment par suite une cime très étroite ; c'est ainsi que l'on peut voir des arbres de 7-8 m de hauteur dont le houppier forme une sorte de cylindre de 4-5 m de longueur avec un diamètre qui ne dépasse pas 0,70-1 m (port pleureur de type 2).

Feuilles. Les variations qu'elles présentent concernent la taille, la forme et la pubescence.

Dans un groupe d'échantillons (à port étalé ou pleureur) les feuilles sont relativement grandes (3-7 cm sur 1-2,5 cm) et de forme obovale-cunéiforme ; leur plus grande largeur se situe vers le haut du limbe et celui-ci s'atténue longuement en coin très aigu vers le bas. Dans ce groupe on observe des individus dont les feuilles conservent pendant très longtemps à la face inférieure tout au moins, une abondante et courte pubescence soyeuse apprimée ; pour la plupart, les pieds qui présentent ce caractère ont le port pleureur de type 1, mais on en rencontre aussi qui ont le port étalé. Toujours dans ce même groupe à grandes feuilles on trouve aussi des individus où le limbe est glabrescent à la face inférieure ; ces individus ont en règle générale le port étalé.

Dans un deuxième groupe, bien voisin du précédent, viennent se placer des individus à feuillage un peu plus réduit et à limbe tendant vers la forme obovale-oblongue : le bas du limbe se rétrécit assez brusquement pour se raccorder au pétiole. Il semblerait que les individus qui viennent se placer ici ont toujours le port étalé. Quant à la pubescence des feuilles on y observe les mêmes variations que ci-dessus avec en outre des cas où le limbe est recouvert à la face inférieure (et parfois aussi supérieure) d'une très abondante toison assez longue.

Le troisième groupe enfin ne contient que des plantes à feuillage réduit ; les feuilles ont un limbe (ne dépassant pas 25 mm de longueur sur 7 (-10) mm) tantôt oblong, tantôt obovale-oblong, ressemblant beaucoup à celui de *Terminalia divaricata* ou *T. cyanocarpa* ; la face inférieure du limbe est glabrescente ou plus souvent assez densément recouverte de nombreux poils apprimés. A côté d'individus à port étalé, c'est dans ce troisième groupe que viennent se placer tous ceux qui ont le port pleureur de type 2. Nous verrons d'ailleurs que ces individus à feuillage réduit présentent en outre quelques caractères particuliers qui nous permettront de les grouper dans une variété particulière (var. *divaricatopsis*).

Inflorescences. Dans la majorité des cas elles mesurent 3-6 (-9) cm de longueur ; nous avons dit que, leur axe étant grêle, elles étaient pendantes. Les fleurs hermaphrodites sont en petit nombre (jusqu'à 5-10) alors que les mâles sont très nombreuses ; celles-ci ont un pédicelle qui varie de 1,5 à 3,5 (-4) mm.

Dans les échantillons que nous rapportons à la variété *divaricatopsis* les inflorescences sont nettement plus courtes et atteignent rarement 2,5 cm de longueur ; il semble n'y avoir que 1-2 fleurs hermaphrodites et un petit nombre (8-15 environ) de fleurs mâles.

Fruits. Le plus souvent les fruits ont un contour général circulaire, leur diamètre variant de (1,5-) 2 à 4,5 cm. Ils sont sessiles mais, très souvent, leur insertion sur l'axe de l'inflorescence se fait par un court pied triangulaire constitué de la base du noyau le long duquel les ailes sont étroitement décurrentes ; dans son contour général la base du fruit peut être largement arrondie ou un peu cordée, plus rarement en angle très obtus ; vers le haut les ailes sont interrompues au niveau de la cicatrice laissée par la chute du calice mais l'échancrure formée ainsi dans le contour général peut être soit très large, soit très étroite ; les bords libres des ailes peuvent même se recouvrir mutuellement. Les ailes peuvent être planes ou plus ou moins fortement ondulées radialement. Le noyau peut avoir une surface parfaitement lisse ou munie de 1-3 carènes obtuses ; parfois ces carènes deviennent assez élevées de façon à se transformer en crêtes ressemblant un peu à celles de *T. tricristata*. La pubescence du fruit varie dans de notables proportions : de très dense et bien visible, à éparse et peu distincte sans loupe.

Divisions infraspécifiques

Lorsque, dans *T. seyrigii* tel que nous l'avons défini, on essaye de délimiter des unités infraspécifiques, on se heurte à des difficultés dues à l'existence d'intermédiaires entre ces diverses unités. Les limites qu'il faudrait tracer sont si floues qu'elles finissent par perdre toute signification. Aussi dans le fatras de formes que l'on pourrait être tenté de distinguer, nous sommes-nous contenté de séparer deux variétés : une variété *seyrigii* où le plus grand nombre de variations présentées par l'espèce rentre, et une variété *divaricatopsis* assez homogène. Ces deux variétés peuvent se séparer comme suit :

1 — Inflorescences dépassant en général 3 cm de longueur (de 3 à 9 cm), multiflores (fleurs mâles en général très nombreuses, fleurs hermaphrodites 5-10) ; feuilles dépassant pour la plupart 25 mm de longueur et 7 mm de largeur ; port étalé ou pleureur mais dans ce cas cime ample.
a — Var. *seyrigii*

1′ — Inflorescences ne dépassant pas 2,5 cm de longueur, pauciflores (1-2 fleurs hermaphrodites, au plus une quinzaine de fleurs mâles) ; feuilles petites, ne dépassant pas 25 mm sur 7 (-10) mm ; port étalé ou, plus souvent, pleureur mais dans ce cas cime très étroite.
b — Var. *divaricatopsis*

Dans l'énumération qui va suivre nous avons essayé de séparer les échantillons en deux groupes suivant qu'ils proviennent d'individus à port étalé ou à port pleureur ; lorsque le collecteur, cas le plus fréquent, n'a pas indiqué ce caractère sur ses notes de récolte, il est très difficile, en herbier, d'effectuer la distinction ; on ne peut guère en effet se baser que sur la robustesse des ramules, robustesse variant, comme les autres caractères, d'une façon continue. Aussi est-il à craindre que beaucoup d'erreurs n'aient entaché nos groupements.

a — Var. *seyrigii*

Occupe toute la partie méridionale du Domaine de l'Ouest et pénètre dans la majeure partie du Domaine du Sud.

1. Port étalé (les types de *T. seyrigii* et de *T. capuronii* appartiennent à ce groupe) :

Grandidier s. n., entre Malaimbandy et Mahabo ; *F. Chauvet 301*, route Tuléar-Tananarive, P.K. 20 ; *F. Chauvet 170*, *id.*, P.K. 22 ; *F. Chauvet 221*, *id.*, P.K. 25 ; *20788 S.F.*, *id* ., P.K. 28 ; *2825 S.F.*, *2826 S.F.*, *7762 S.F.*, *20607 S.F.*, *20608 S.F.*, Mahaboboka, moyen Fiherenana, entre Tuléar et Sakaraha ; *8299 S.F.*, *18571 S.F.*, Labomakondro, nord-est de Sakaraha ; *20606 S.F.*, forêt d'Analamarina (Hazoroa) sud-est de Sakaraha ; *497 S.F.* (type du *T. Capuronii* H. Perr.), collines arénacées entre Sakaraha et Tongobory ; *20712 S.F.*, environs du lac Ihotry, près de Tongobory ; *9998 S.F.*, Mitsinjo, près de Bezaha, Betioky ; *Geay 6037*, collines de Soamidisoa, 15 km à l'est de Bezaha ; *20693 S.F.*, vestige de bush à *Alluaudia*, Ambatry, sud de Betioky ; *20681 S.F.*, savanes entre Ampanihy et Ejeda ; *17919 S.F.*, Ampanihy ; *20644 S.F.*, alluvions route Ampanihy à Evazy ; *456 S.F.*, entre Ampanihy et Beloha ; *20429 S.F.*, formations dégradées entre Antanimora et l'Angavo ; *11708 S.F.*, base de l'Angavo, est d'Antanimora ; *4533 S.F.*, *25593 S.F.*, Jafaro, sud-sud-ouest d'Antanimora ; *9563 S.F.*, bords de la Mitsoriaka, près de Manavy, Antanimora ; *4629 S.F.*, *F. Chauvet 320*, entre Antimora et Ambovombe ; *14312 S.F.*, Tsihibay, près d'Ampamolora, Ambovombe ; *20479 S.F.*, bush entre Bevilany et Ranomainty, est d'Amboasary ; *25829 bis S.F.*, Beamalona, Ambahita, Bekily ; *4460 S.F.*, Bekily ; *22525 S.F.*, forêt d'Analamahitse (Analamahotra, à l'est de Bekily) ; *25829 S.F.*, Sarisambo, Bekily ; *22603 S.F.*, *Herb. Jard. bot. Tananarive 5401* (= *Seyrig 279*) et *5402* (= *Seyrig 323*), Beraketa, entre Antanimora et Isoanala ; *10193 S.F.*, Ambalavao, près de Mahabo (haut Onilahy), sud de Betroka ; *20417 S.F.*, envi-

rons d'Itafia, 30 km au nord-ouest de Betroka ; *4605 S.F.*, *11625 S.F.*, *13732 S.F.*, forêts tropophylles, vallée de la Menaraka, à l'est de Ihosy ; *22611 S.F.*, rocher d'Andrandohy (700-1000 m d'altitude), sud d'Ambinda (route Ihosy-Ivohibe).

2. Port pleureur. Les échantillons qui se groupent ici constituent un ensemble assez homogène (feuillage relativement grand, pubescence soyeuse de la face inférieure du limbe, etc.) :

20890 S.F., forêt tropophylles sur sables, entre Andranomena et Marofandilia (Morondava); *11884 S.F.*, vallée de l'Onilahy, près de Tongobory ; *20682 S.F.*, savanes entre Ampanihy et Ejeda ; *18685 S.F.*, alluvions sableuses, environs d'Evazy, route d'Ampanihy à Bevoalava (basse Menarandra) ; *14024 S.F.*, Angavo, est d'Antanimora ; *11697 S.F.*, restes de bush, environs d'Ambia, entre Antanimora et Imanombo ; *9914 S.F.*, entre Antanimora et Ambovombe ; *3425 S.F.*, Angiravelo, Ambovombe ; *18698 S.F.*, bush entre Ambovombe et Ifotaka ; *4278 S.F.*, *4474 S.F.*, environs de Bevilany, est d'Amboasary ; *11854 S.F.*, *5951 R.N.*, *5975 R.N.*, *6758 R.N.*, *10059 R.N.*, environs d'Imonty, haute Mananara, nord-est de Behara ; *11156 S.F.*, Anja, près de Belindo, sud de Bekily ; *22605 S.F.*, bassin de la Sahambana, sud-est de Ihosy (P.K. 21, route Ihosy à Ivohibe).

3. Échantillons ne pouvant être classés dans l'une des deux catégories précédentes. Il s'agit ici presque uniquement d'échantillons appartenant aux collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris ; ne les ayant pas à notre disposition au moment où nous écrivons cet article, il ne nous est pas possible de les répartir dans les deux groupes :

Perrier 6346, bois près de la mer, entre le Manambolo et la Soahanina ; *Grevé 76* et *271*, *Louvel 173*, environs de Morondava ; *Humbert 19351*, *19407* et *19428*, restes de forêt tropophylle et bush xérophile sur sables siliceux et grès, près d'Ambalabe, bassin de la Malio, affluent du Mangoky ; *Decary 16398*, *Humbert 2803*, *19479* et *29792*, massif gréseux de l'Isalo ; *Perrier 6366*, grès secs, Sakamaloto (Onilahy) ; *Humbert 14355*, bush xérophile sur côteaux calcaires, vallée du Fiherenana, 15-25 km en amont de Tuléar ; *Humbert 29498*, forêt tropophylle sur calcaires et sables roux, plateau Mahafaly, ouest de Betioky ; *9938 S.F.*, environs de Betioky ; *Decary 4470*, Antanimora ; *Decary 4355*, massif de l'Angavo, près d'Antanimora ; *Decary 2588*, Ambovombe ; *Bosser 4437*, savane xérophile près d'Ifotaka ; *3457 R.N.*, rés. nat. nº 11, entre Bevilany et Ranopiso ; *Humbert 12362* et *12515*, forêt sèche, près d'Anadabolava, vallée moyenne du Mandrare ; *Humbert 12786*, forêt sèche et bush xérophile de la vallée du Manambolo, bassin du Mandrare, nord-ouest de Maroaomby (Betsioky) ; *Humbert 12931*, environs d'Isomono (confluent de la Sakamalio) ; *Humbert 6737*, rocailles gneissiques, bassin supérieur du Mandrare, du col de Vavara à la vallée de la Manambolo ; *Decary 9318* et *9322*, sur gneiss, Fangidraty, limite nord-est de l'Androy ; *Decary 9368* Ampilira, bord de rivière, limite nord-est de l'Androy ; *1763 R.N.*, rocailles près de Tsikoza, Sofia, Esira.

Noms vernaculaires appliqués au *T. seyrigii* var. *seyrigii* : Taly, Taliala, Mantaly, Taliforofoko, Talintivoke, Talitivoky, Talivotro.

b — Var. *divaricatopsis* R. Capuron var. nov. (Pl. VII)

A var. *seyrigii* differt foliis minoribus (non 25 mm × 7 (10) mm superantibus) oblongis vel obovato-oblongis, inflorescentiis brevioribus (ad 25 mm raro attingentibus) paucifloris. Fructices vel arbores parvae, ramis patulis vel longissime pendentibus.

Type : *20471 S.F.*, bush à l'est d'Amboasary, entre Amboasary et Ranomainty, Madagascar-Sud (holo-, P !).

Cette variété a une aire plus réduite que la précédente et ne se trouve que dans la partie sud-orientale des Domaines de l'Ouest et du Sud. Elle paraît localisée sur les terrains anciens.

1. Port étalé :

20430 S.F., formations dégradées entre Antanimora et le massif de l'Angavo ; *12941 S.F.*, Angavo à l'est d'Antanimora ; *20472 S.F.*, bush entre Amboasary et Ranomainty.

2. Port pleureur :

8468 S.F., bush entre Ampanihy et Tranoroa ; *22544 S.F.*, bush sur sol rocailleux gneissique, à l'ouest de Tsihombe ; *22468 S.F.*, Angavo à l'est d'Antanimora ; *22535 S.F.*, forêt d'Analamahitse (Analamatahotra), est de Bekily ; *Bosser 4432*, Ifotaka (Mandrare) ; *4192 S.F.*, entre Bevilany et Amboasary ; *22576 bis S.F.*, bush entre Morafeno et Andranokaolo, ouest d'Ambatomika, vallée de la Betroka, bassin du Mandrare ; *Decary 9361*, Beteny, limite nord-est de l'Androy.

Le type de la variété appartient à cette forme.

3. Échantillons ne pouvant être attribués à l'une ou l'autre forme :

8282 S.F., Evazy, sud d'Ampanihy ; *Bosser 10586*, cap Sainte-Marie ; *Bosser 10205*, bush à *Alluaudia* sur sables, Ambovombe ; *Decary 10963*, Lambovana ; *Bosser 4412* et *4417*, Ifotaka (Mandrare) ; *Decary 9269*, environs du lac Anony ; *Humbert s. n.*, vallée moyenne du Mandrare, près d'Anadabolava ; *Humbert 14154*, bush xérophile, col d'Ambato et pentes orientales du Vohipaly, bassin de la Mananara, affluent du Mandrare ; *Humbert 6788*, vallée de la Manambolo, bassin supérieur du Mandrare.

Les noms vernaculaires qui désignent cette variété sont les suivants : Talibe, Talitivoky, Talivorokoko.

20. **Terminalia tricristata** (H. Perr.) R. Capuron stat. nov. (Pl. VIII)

Terminalia obcordiformis H. Perr. var. *tricristata* H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 35 (1953) ; *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 78 (1954) (excl. spec. *Perrier 6346*, *Grevé 271*, *Humbert 12515* qua *T. seyrigii* pertinent).
Terminalia capuronii H. Perr. p. p. [*T. seyrigii* (H. Perr.) R. Cap.] quoad spec. *Humbert 20054*.

Rattachée par Perrier à titre de simple variété au *T. obcordiformis* H. Perr. (synonyme de *T. tropophylla* H. Perr.) avec lequel elle n'a aucune affinité, cette espèce est parfaitement distincte de tous les autres *Terminalia* de Madagascar.

En voici la diagnose :

Frutex elatus vel arbor mediocris (ad 15 m alt.), ramis horizontaliter patentibus, cortice trunci laeve (sed lenticellis numerosis secus lineas verticales numerosas dispositis instructa) ; folia caduca, apice ramulorum abbreviatorum inserta, obovalia-cuneiformia (2,5-8 cm × 0,9-3 cm) e parte superiore rotundata vel obtusa (saepe breviter obtuseque cuspidata) basin versus regulariter cuneatim in petiolum (2-8 mm longo) attenuata, limbo membranaceo vel chartaceo, adulta sparse minutissimeque adpresse-puberula (pilis albidis oculo nudo vix visibilibus, sub lente manifestis) ; marginibus integris vel obscure crenatis, costa ut et nervi laterales supra plana, infra prominens ; nervi laterales ca-5-jugi, adscendentes, basi fere semper foveola sat magna pilosa instructi. Racemi graciles, 1,5-4,5 cm longi, dense griseo vel fulvo-puberuli, pilis adpressis, bracteis minutis quam alabastra brevioribus vel vix aequantibus ; flores inferiores (1-5) hermaphroditi breviter pedicellati, superiores masculi, pedicellati (pedicello breve ca-1-1,5 mm longo, adpresse puberulo) ; ovarium dense adpresseque puberulum ; calyx (ca 2,5-3 mm diam.) extus basi plus

minus puberulus, lobis (fere semper 4) triangularibus aequilateralibus, erecto-patentibus, intus longe ciliatis, extus glabris vel sparse puberulis ; stylus glaber vel pilosus. Fructus (alis inclusis) ambitu plus minus ellipsoideus, semper longior quam latus (2,7 cm × 1,7 cm ; 3,5 cm × 2,2 cm ; 4,5 cm × 3 cm ; 5 cm × 4 cm), maturitate ruber, alis (0,5-1,5 cm latis) undulatis, apice rotundatis vel obtusis semper emarginatis, basi cuneatis vel rotundatis et abrupte cuneatis, nucleus ovoideus vel subsphaericus utrinque 2-5 longitudinaliter cristatus (cristis 1-4 mm altis, subaliformibus, undulatis vel interruptis).

Type : *Perrier 6345*, forêt de Marofandilia, nord-est de Morondava, Madagascar (holo-, P !).

T. tricristata est un grand arbuste ou un arbre à port toujours étalé. Son tronc est recouvert d'une écorce lisse simplement parcourue par de très fins sillons longitudinaux dans lesquels se trouvent les lenticelles. Les feuilles ont de grosses domaties à l'aisselle des nervures secondaires. Ces deux caractères permettent sur le terrain de distinguer aisément *T. tricristata* des formes à rameaux étalés de *T. seyrigii* (H. Perr.) R. Cap. que l'on trouve souvent en mélange avec lui. De *T. tropophylla* H. Perr. auquel Perrier l'a rattaché comme variété, *T. tricristata* se sépare par ses feuilles toujours groupées en bouquets denses, sa nervation toute différente, ses fleurs hermaphrodites (et par suite ses fruits) peu nombreuses, ses fruits de forme différente.

A eux seuls les fruits permettent de reconnaître l'espèce : ils sont en effet toujours nettement plus longs que larges et leur noyau porte toujours des crêtes supplémentaires plus ou moins élevées, minces, à bord tranchant, souvent ondulées transversalement, interrompues ou non en éléments successifs.

Dans la plupart des autres *Terminalia* à fruits ailés on peut trouver soit constamment, soit occasionnellement des ailes supplémentaires ; mais en général soit la forme des fruits, soit leur taille, soit des caractères de ces ailes ne permettent aucune confusion.

T. tricristata affectionne en général les terrains frais : alluvions, dépressions humides en saison des pluies, etc. ; il a somme toute à peu près les mêmes exigences écologiques que *T. mantaly*.

Les noms vernaculaires qui lui sont donnés sont les suivants : Taly, Taliala, Talinala, Talinala fotsy, Talitivoky, Talibe, Namolona.

Les échantillons suivants peuvent être rapportés à cette espèce :

6134 S.F., *7857 S.F.*, *10324 S.F.*, *13197 S.F.*, *20874 S.F.*, environs de Betsipotika près d'Analaiva, entre Morondava et Mahabo ; *3464 S.F.*, environs de Dabara à l'est de Mahabo ; *15548 S.F.*, Tanambao près de Befasy, sud de Morondava ; *Humbert 20054*, colline basaltique d'Ambatomainty, 5-7 km au sud d'Antseva, Manombo ; *4549 S.F.*, *4550 S.F.*, Anketa sur le plateau de Vineta entre Andranovory et Sakaraha ; *20249 S.F.*, basse vallée de la Sakondry en amont de Tongobory ; *20714 S.F.*, environs du lac Ihotry, près de Tongobory ; *Perrier 6367*, bois calcaires secs près de Tongobory ; *20708 S.F.*, bords de dépressions humides en saison des pluies, côteaux calcaires, rive gauche de l'Onilahy, sud de Tongobory ; *11882 S.F.*, *20697 S.F.*, berges de la haute Sakamena et de ses affluents, sud-est de Betioky ; *1509 S.F.*, vallée de la Sakoa ; *8269 S.F.*, Taimby, près d'Ampanihy ; *18684 S.F.*, *20645 S.F.*, forêts à *Alluaudia* sur alluvions, près d'Evazy, basse Menarandra (route Ampanihy Bevoalavo) ; *2830 S.F.*, *4628 S.F.*, *9913 S.F.*, entre Antanimora et Ambovombe ; *22490 S.F.*, bush dégradé, entre Antanimora et la vallée de l'Ikonda ; *Humbert 12362*, vallée moyenne du Mandrare, près d'Anadabolava.

21. **Terminalia pauciflora** Tul.
(Pl. VIII)

Terminalia pauciflora Tul., *Annls Sci. nat.*, sér. 4, **6** : 101 (1857) ; H. Perrier de la Bathie, *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 34 (1953) ; et *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 73 (1954) ; (excl. spec. *Decary 9318, Humbert s. n., 6788, 14154* qua *T. seyrigii* (H. Perr.) R. Cap. pertinent).

Type : *Pervillé 656*, Ambongo, Madagascar (holo-, P !).

Cette espèce est un arbre ou un petit arbre à branches bien étagées et à écorce du tronc du type Vigne. Les inflorescences sont toujours du type normal, c'est-à-dire à fleurs hermaphrodites basales, fleurs mâles apicales. Les fleurs que nous avons vues étaient 4-mères. Quant au fruit, contrairement à ce que dit Perrier, il est très densément recouvert d'une pubescence rouille foncé très visible ; la plupart du temps de contour circulaire ou largement elliptique (30-45 mm sur 25-35 mm), les fruits sont parfois assez étroitement elliptiques (par exemple 35 mm sur 18 mm).

Un caractère remarquable de *T. pauciflora* est fourni par sa pubescence ; celle-ci en effet est constituée (en particulier sur les jeunes feuilles et les ovaires) de poils à deux branches (poils en T ou malpighiens) ; les branches sont soit à peu près égales, soit plus souvent inégales.

T. pauciflora n'est actuellement connu que d'une aire comprise entre la région de Mitsinjo et le cap Saint-André. Paraissant cantonnée au bord de la mer ou à peu de distance de celle-ci (quelques kilomètres seulement), elle forme très souvent, immédiatement en arrière de la mangrove, des peuplements très denses et presque purs sur les rochers calcaires qui bordent le rivage ; on la retrouve aussi, sur les terrains calcaires, à la périphérie de quelques bosquets résiduels qu'elle entoure d'une ceinture continue, de quelques mètres de largeur, paraissant jouer un rôle efficace de protection contre les feux.

A *T. pauciflora* se rapportent les échantillons suivants :

Ouest (Ambongo-Boïna) : *Perrier 1649 bis*, Ambongo, bord de la mer, rochers calcaires baignés par l'eau salée ; *24229 S.F.*, forêt de Tsiombikibo (partie nord), sud du cap Tanjona ; *24241 S.F.*, bords de la baie de Marambitsy, sud d'Antsakoamanera (Mitsinjo) ; *Decary 7859*, sables, bords de la baie de Baly ; *Decary 7882*, sables, région du cap Saint-André.

22. **Terminalia cyanocarpa** R. Capuron sp. nov.
(Pl. VI)

Arbor prostrata vel erecta (ad 5-6 m alta), ramis regulariter horizontalibus, ramulis valde divaricatis, trunci cortice longitudinaliter sulcata (Vitis viniferae cortice simile), ramulis ultimis 1-3 mm diam. Folia caduca cum inflorescentiis apice ramulorum valde abbreviatorum dense congesta, parva (ad 2,5 cm longa, 1 (-1,3) cm lata) oblonga vel obovata-oblonga vel rarius obovata, apice late rotundata vel subtruncata, saepe leviter emarginata, basin versus attenuata, brevissime petiolata (petiolo 0,5-2 mm longo, robusto) ; lamina adulta supra glabra (nonnunquam pilis paucis supra costam instructa), infra glabra vel pilis sparsissimis, vel pilis sat numerosis instructa ; costa et nervi secundarii (ca 4-jugi, adscendentes, a tertiariis parum distincti, basi efoveolati) utrinque vix prominuli ; margines integrae.

Inflorescentiae 1-3 cm longae (pedunculo 0,5-1 cm longo incluso) axi puberulo. Flores inferiores (1-4) hermaphroditi, superiores (circa 5-10) pedicellati (pedicello 1,5-3 mm longo) masculi, 4-meri.

Ovarium (subsessile vel plus minus basi attenuatum) ut et pedicelli omnino glabrum (fa *cyanocarpa*) vel dense adpresse-puberulum (fa *vestita*), apice infra calycem brevissime apiculatum, complanatum ; calyx late cupularis 3-4 mm latum profonde 4-sectum, lobis patentibus, extus glaber (fa *cyanocarpa*) vel plus minus puberulum (fa *vestita*) ; discus pilosus ; stylus glaber. Fructus alis inclusis suborbicularis vel parum longior quam latus (20-35 mm latus, 22-40 mm longus) glaberrimus (fa *cyanocarpa*) vel pilis griseis sub lente manifestis adpressis instructus (fa *vestita*), colore virescente deinde plus minus cyanea vel nigro-cyanea, saepe pruina glauca instructus, alis latis (0,7-1,3 cm) apice incisis, basi abrupte plus minus longe cuneatis (et pedicellum falsum efformantibus) subplanis vel radialiter undulatis ; nucleus laevis vel nonnunquam crista parva instructus.

Type : *20446 S.F.*, bush, environs nord d'Amboasary, route de Behara, Madagascar-Sud (holo-, P !).

T. cyanocarpa est extrêmement affine de *T. pauciflora* Tul. : port, caractères de l'écorce, forme des feuilles et des fruits, caractères floraux sont les mêmes dans les deux cas. Quelques caractères nous ont cependant paru pouvoir permettre de distinguer deux espèces ; ce sont, dans *T. pauciflora* : l'absence de poils en T, l'absence de domaties sur les feuilles, la couleur des fruits et leur pubescence très réduite ou nulle. On pourrait invoquer également la disjonction entre les deux aires des deux espèces mais ce n'est peut-être là qu'une apparence due à notre méconnaissance des aires réelles.

T. cyanocarpa se distingue facilement des autres *Terminalia* à fruits ailés qui croissent dans la même région que lui par ses caractères d'écorce et par ses fruits qui ne sont jamais de couleur rouge.

Dans la diagnose nous avons distingué deux formes, l'une, fa *cyanocarpa*, caractérisée par son ovaire et son fruit totalement glabres, l'autre, fa *vestita*, à ovaire densément mais très brièvement pubérulent ; dans cette forme la pubérulence se retrouve sur le fruit mais elle est peu dense et n'est guère visible que parce qu'elle tranche par sa couleur relativement claire sur le fond sombre de l'épicarpe ; les deux formes se rencontrent dans les mêmes localités.

T. cyanocarpa est tantôt un arbre nain (dépassant parfois à peine un mètre de hauteur) tantôt un petit arbre de 4-5-6 m sur 0,20 m de diamètre. Ses branches sont toujours très régulièrement étagées. On le trouve en général sur les terrains les plus secs : calcaires, sables, rocailles gneissiques, etc.

Il est appelé localement Taly, Talimbohitse, Talivorokoko.

A chacune des deux formes nous rapportons les échantillons suivants :

fa *cyanocarpa*

Sud : *Cours 4580*, s. loc. ; *20189 S.F.*, plateau calcaire entre la Table (Tuléar) et la baie de Saint-Augustin ; *20447 S.F.*, bush au nord d'Amboasary, route de Behara ; *11848 S.F.*, bush à l'ouest de Bevilany ; *9916 S.F.*, route Behara-Tranomaro ; *Decary 8902*, vallée de l'Ikonda, nord d'Ambovombe.

fa *vestita*

Sud : *19133 S.F.*, *Dequaire 27577*, plateau de la Table, Tuléar ; *5905 S.F.*, *6945 S.F.*, *20805 S.F.*, *20811 S.F.*, plateau calcaire entre la Table et Saint-Augustin ; *9498 S.F.*, Behavandra, Ankiliabo, Ampanihy, berges de la Sakatovo ; *20643 S.F.*, gneiss, route d'Evazy, sud d'Ampanihy ; *Bosser*

10324, vallée de la Menarandra, sud d'Ampanihy ; *Perrier 6364*, plateau calcaire Mahafaly, rive droite de la Menarandra ; *22542 S.F.*, bush sur gneiss, ouest de Tsihombe ; *20459 S.F.*, bush à l'est du Mandrare entre Amboasary et Ranomainty ; *Bosser 4401*, Ifotaka, vallée du Mandrare ; *Humbert 12361*, près d'Anadabolava, vallée moyenne du Mandrare.

23. **Terminalia neotaliala** R. Capuron sp. nov. (Pl. VIII)

T. obcordiformis H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 35 (1953) ; et *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, fam. 151 : 76 (1954), p. p. quoad exsic. *3027 S.F.* (errore sub n° *3029* cit.).

T. taliala H. Perr., *l. c.* : 36 (1953) p. p., quoad specim. *Humbert 24450* in tab. 10 figuratum ; et *in* H. Humbert, *l. c.* : 79 (1954), p. p. quod specim. *Humbert 25450* in tab. 20, 3 figuratum.

T. mantaly H. Perr., *in* H. Humbert, *l. c.* : 50 (1954) quoad specim. *Humbert 19108.*

Arbor mediocris vel ad 15-20 m alta, ramulis ultimis gracilibus (1-1,5 mm diam.), adultis glabris, brunneo-rubris. Folia caduca, apice ramulorum abbreviatorum cum inflorescentiis dense congesta, petiolata (petiolo 4-10-15 mm longo, supra leviter complanato, in primum dense fulvo pilosulo deinde plus minus glabrescente) ; limbo obovato vel obovato-elliptico (1,5-6 × 0,8-2,5 cm) ; apice rotundato et saepe breviter emarginato, basin versus cuneato, adulto chartaceo-coriaceo, supra glabrescente vel glabro (costa sparse pilosula excepta) infra sparse puberulo vel glabrescente (costa et nervi secundarii semper pilis paucis instructis), marginibus integerrimis ; costa supra subplana, infra prominens ; nervi secundarii 3-6-jugi basi domatiis longe fulvo-barbatis instructi, praeter marginem arcuatim adscendentes ; reticulatio supra haud visibilis, infra obsoleta. Inflorescentiae 3-5 cm longae, pedunculo ca 1 cm longo, dense fulvo-pilosulae. Flores 4-meri, inferiores (1-4) hermaphroditi sessiles, alteri numerosi masculi pedicellati (pedicello 1-1,5 mm longo, pilosulo) ; ovarium longe et dense rufo-hirsutum, apice vix attenuatum, leviter compressum ; calyx (2,5-3,5 mm diam.) extus basi longe pilosus, lobis triangularibus erecto-patentibus extus sparse pilosulis, apice obtusis ; discus longe fusco-pilosus ; stylus (3,2 mm longus) glaber. Fructus (pro infrutescentia 1-3) circumalatus, cum alis 2,5-6 cm latus et 2,5-5 cm altus, nucleo 1,5-2 cm diam. dense fusco tomentoso (et saepe 1-2 carinis plus minus altis et irregularibus instructo) alis plus minus tomentosis coriaceis 1-1,5 cm latis apice fissis, basi late emarginato-cordatis, radiatim undulatis, marginibus saepe irregulariter crenatis.

Type : *3027 S.F.*, plateau calcaire de l'Ankarana, ouest d'Ambondromifehy, Madagascar (holo-, P !).

Lorsque Perrier a décrit son *T. taliala* il n'a désigné aucun type et s'est contenté de donner la répartition de l'espèce telle qu'il l'entendait ; notons d'ailleurs à ce propos, qu'à la fin de la diagnose latine, l'aire est indiquée comme allant « de l'Ambongo-Boïna au nord à l'Androy au sud » alors que dans les commentaires cette aire est donnée comme identique à celle de *T. obcordiformis* H. Perr., c'est-à-dire « Domaine occidental, du secteur nord à l'extrême sud du Domaine... » ; le secteur nord vient donc s'ajouter ici à l'aire indiquée dans la diagnose ; précisons que la planche photographique n° 10 qui accompagne la diagnose représente l'échantillon *Humbert 25450*, donc un échantillon du Nord.

Dans la Flore, Perrier énumère 15 échantillons comme appartenant à *T. taliala* ; nous avons pu en examiner 13, les deux autres n'ayant pas été retrouvés. Or ces treize échantillons doivent être répartis dans 6 espèces, dont 2 ont des fruits non ailés et 4 des fruits ailés.

T. monoceros H. Perr. : *Decary 4363* (cité par ailleurs comme *T. obcordiformis* H. Perr.).

T. bovinii Tul. : *Humbert 3016.*

T. pauciflora Tul. : *Decary 7869.*

T. tropophylla H. Perr. : *71 S.F., 2831 R.N., Perrier 1591 bis, Grandidier* s. n., *Seyrig 64.*

T. seyrigii (H. Perr.) R. Cap. : *Louvel 173, Perrier 6366, Decary 4470.*

T. neotaliala R. Cap. : *Humbert 25450* et (douteux) *Decary 14437.*

Non retrouvés : *75 S.F., Decary 4356.*

Nous ne manquons donc pas de raisons pour considérer l'espèce *T. taliala* Perrier comme un nomen confusum. On pourrait cependant nous rétorquer que Perrier, en faisant figurer dans la planche photographique 10 de sa Révision et dans sa figure 20, 3 de la Flore l'échantillon *Humbert 25450,* désignait implicitement cet échantillon comme type de l'espèce ; nous ferons remarquer cependant que dans la diagnose latine la description des fruits ne s'applique pas à cet échantillon ; elle indique en effet : « fructus ad axis apicem in capitulum dense conferti... 3,5-3 cm alti, 3,5 cm lati » ; l'échantillon *Humbert 25450* a des fruits isolés et nettement plus gros (5-6 cm de large et 4,5-5 cm de hauteur). Ce n'est que dans la description parue dans la Flore que Perrier ajoute « Fruits... isolés sur l'axe ou... » sans toutefois modifier les dimensions des fruits. Remarquons aussi que l'échantillon *3027 S.F.*, simple double de *Humbert 25450,* est rapporté par Perrier à son *T. obcordiformis.* Pour ces diverses raisons nous rejetons la désignation de *Humbert 25450* comme lectotype. Quant au nom d'espèce, *Taliala,* il est tiré du nom vernaculaire de l'échantillon *2831 R.N.* qui est un *T. tropophylla* H. Perr.

De l'examen attentif des écrits de Perrier concernant *T. taliala,* on peut assez aisément deviner leur succession dans le temps. Quand Perrier a écrit sa diagnose latine il n'avait point l'échantillon *Humbert 25450* à sa disposition (la localité de cette espèce n'est pas incluse dans l'aire indiquée) ; le commentaire en français, paru dans la Révision, a été fait plus tard, alors que l'auteur disposait de cet échantillon (sa localité est incluse dans l'aire indiquée et il est fait référence à la planche 10 qui le représente).

Pour en terminer avec ces discussions précisons que les caractères donnés pour les inflorescences « à fleurs hermaphrodites apicales, ou parfois toutes hermaphrodites ou toutes mâles » ne s'appliquent en aucun cas à l'espèce que représente *Humbert 25450.*

On conçoit que, dans ces conditions, il soit préférable d'abandonner l'espèce par trop composite de Perrier et de proposer un nouveau binôme pour l'espèce du Nord.

T. neotaliala est un arbre dont les plus grands exemplaires que nous ayons vus atteignaient au plus 15-20 m de hauteur ; l'écorce du tronc, sur les gros arbres, est nettement platanoïde. Les jeunes ramules sont densément pubescents (poils fauves ou grisâtres) ; ils deviennent glabrescents puis glabres en vieillissant. Le pétiole des feuilles est toujours très net. Les domaties à l'aisselle des nervures secondaires sont toujours présentes et le plus souvent longuement poilues. Les feuilles adultes sont plus ou moins poilues et, comme dans beaucoup d'espèces, il n'est pas possible d'attribuer de valeur taxonomique à ces variations. Les fleurs sont encore assez mal connues ; dans un échantillon de l'Ankarana, à fleurs presque passées, les fleurs hermaphrodites ont un ovaire longuement hérissé de poils fauve roussâtre et des étamines assez longuement exsertes. Dans l'échantillon *24840 S.F.*, la pubescence est plus courte et de couleur un peu rosée, les étamines sont faiblement exsertes. Quelle valeur attribuer à ces variations ? Les fruits sont presque toujours pubes-

cents-laineux au moins sur le corps du fruit proprement dit (dans *20928 S.F.* la pubescence est courte). La taille des fruits est assez variable : grande taille dans les échantillons de la montagne des Français (jusqu'à 5-6 cm sur 4,5-5 cm), taille moyenne dans ceux d'Antsoha et d'Ambilobe (environ 3 cm sur 3 cm). Souvent la surface du fruit proprement dit est munie d'une petite aile ou carène supplémentaire ou de plusieurs tubercules.

Le noyau du fruit présente une particularité remarquable, constante dans tous ceux que nous avons observés, et qui se voit facilement en section transversale : sur celle-ci on aperçoit trois ou quatre lignes suturales partant de la loge séminale et atteignant les bords extérieurs du noyau. Ce caractère semble fort rare dans les autres espèces (nous avons observé trois sutures dans un fruit de *T. monoceros* H. Perr.).

L'échantillon *Decary 14437*, provenant de la région de Mandritsara, que Perrier a classé dans son *T. taliala*, reste pour nous de position douteuse. Nous n'avons observé que deux lignes suturales dans son noyau.

T. neotaliala R. Cap. est une espèce de la forêt tropophylle sur grès ou calcaire du nord-ouest de Madagascar. Elle y est désignée sous les noms de Taly, Mantaly, Mantaliala.

Les échantillons suivants peuvent lui être rapportés :

20928 S.F., montagne des Français, vallon de l'Andavakoera ; *23298 S.F.*, environs d'Antsoha, sud du mont Raynaud, piste de la baie de Rigny ; *Humbert et Capuron 25450*, plateau calcaire de l'Ankarana, ouest d'Ambondromifehy (part du même échantillon que le type) ; *120 R. 160*, P.K. 96, route Diégo-Suarez à Ambilobe, près d'Ambondromifehy ; *18980 S.F.*, plateau calcaire de l'Ankarana, plateaux et escarpements dominant la rive droite de l'Andranonakoho ; *22676 S.F.*, Ankarana, à l'ouest de Mahamasina (Antanatsimanaja) ; *Humbert 19108*, collines et plateaux calcaires de l'Analamera ; *23395 S.F.*, *24840 S.F.*, base sud-ouest du mont Ambohipiraka ; *27521 S.F.*, forêt d'Analafiana, au nord de la basse Manambery, sud-ouest de Vohémar.

24. **Terminalia exelliana** R. Capuron sp. nov.[1]
(Pl. X)

Arbor parva vel mediocris raro 10-15 m alta, ramis horizontaliter patentibus, trunci cortice vitis viniferae simili. Ramuli elongati (4-6,5 cm longi) graciles (1-1,5 cm diam.), juvenili griseo-puberuli, adulti glabri. Folia apice ramulorum abbreviatorum cum inflorescentiis dense aggregata, petiolata (petiolo robusto 1-4 mm longo, adulto sparse puberulo) ; limbus juvenilis utrinque adpresse puberulus, adultus fere glaber (costa utrinque excepta) ovato-ellipticus vel rarius obovatus (3-5 (-8) cm × 1,3-2,8 (-5) cm ; costa supra plana, subtus prominula ; nervi secundarii 6-8-jugi minuti sed bene distincti, sat patuli, in axillo foveolati ; reticulatio densa, non prominula ; margines integerrimi. Inflorescentiae 4-8 cm longae, axi griseo-puberuli ; bracteae ante anthesin flores superantes, lanceolatae (inferiores ad 7-8 mm longae), pilis lanuginosis sat numerosis instructae, caducae. Flores 4-meri, inferiores (2-5) hermaphroditi, ovario elliptico (ca 5 mm longo) dense pubescentia breve grisea instructo, alteri masculi, pedicellati (pedicello 3-4 mm longo, pubescente) ; calyx extus glaber (basi excepta) cupuliformis, ad medium 4-lobatus, lobis triangularibus ; stamina longe exserta. Fructus circumalatus, cum alis ellipticus (2,5-3,7 cm × 1,4-1,8 cm), alis et nucleo laevibus, pilis parvis griseis parum distinctis instructus ; fructus maturus colore sat variabile (seu virido-luteus, seu subruber, seu faecaceus).

1. Nous sommes heureux de dédier cette espèce à l'éminent botaniste A. W. Exell, spécialiste de la famille des Combrétacées et auteur de nombreux travaux intéressant plus spécialement la botanique africaine.

TYPE : *23404 S.F.*, dalles gréseuses, base sud-ouest du massif de l'Ambohipiraka (Ambilobe), Madagascar (holo-, P !).

Par ses fruits elliptiques, également atténués vers les deux extrémités, à surface parfaitement lisse, même au niveau du noyau, cette espèce est parfaitement distincte de tous les autres *Terminalia* malgaches à fruits ailés. A maturité, ces fruits, munis de petits poils grisâtres peu visibles, sont de couleur assez variable (de vert jaunâtre à lie-de-vin).

L'espèce n'est encore connue que d'une seule localité, à la base sud-ouest du massif de l'Ampohipiraka, près d'Ambilobe. Là, sur des dalles gréseuses très sèches, subsiste un lambeau de végétation très particulière, protégée des feux par la nature rocailleuse du sol dépourvu de couverture graminéenne. *Terminalia exelliana* vit là avec *Terminalia neotaliala* R. Cap., *Poupartia minor* Bojer, *Operculicarya* cf. *Decaryi* H. Perr., *Acridocarpus perrieri* J. Arènes, etc.

Les échantillons suivants proviennent de cette même localité : *24746 S.F.*, *24843 S.F.*

25. **Terminalia tropophylla** H. Perr. (Pl. IX)

Terminalia tropophylla H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 32 (1953) ; et *in* H. HUMBERT, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 70 (1954).
Terminalia obcordiformis H. Perr., *l. c.* : 76 (1953) ; excl. var. *tricristata* H. Perr. ; et *in* H. HUMBERT, *l. c.* : 76 (1954), quoad specim. *49 S.F.*, *1895 R.N.* (err. cit. *1895 S.F.*), *Perrier 1521*, *6354*, *13455*, *Douliot s. n.*, *Humbert 12612*, *Seyrig 64*, *275* (err. sub. *n° 75* cit.).
Terminalia taliala H. Perr., *l. c.* : 36 (1953) p. p. ; et *in* H. HUMBERT, *l. c.* : 78 (1954), quoad specim. *71 S.F.*, *2831 R.N.* (err. cit. *2831 S.F.*), *Perrier 1591 bis*, *A. Grandidier s. n.*, *Seyrig 64*.

LECTOTYPE : *2567 R.N.*, rés. nat. n° 7, forêt de l'Ankarafantsika, Tsaramandroso, Ambato-Boeni, Madagascar (holo-, P !).

Induit sans doute en erreur par les légers sillons de l'ovaire, PERRIER a placé cette espèce près de *T. fatraea* (Poir.) D. C. dont elle est en réalité très éloignée. *T. tropophylla* a en réalité des fruits ailés et ce sont eux qui ont été décrits et figurés par PERRIER sous le nom de *T. obcordiformis* H. Perr. (cf. Flore, fig. 20, 1-2).

Dans ce *T. obcordiformis*, PERRIER a confondu quatre espèces, cinq même si on tient compte de la variété *tricristata* ; parmi les échantillons cités dans la Flore, neuf appartiennent à *T. tropophylla* et nous les avons énumérés plus haut dans la synonymie ; quant aux autres spécimens ils appartiennent aux espèces suivantes :

T. neotaliala R. Cap. : *3027 S.F.* (*3029* err.).
T. seyrigii (H. Perr.) R. Cap. : *Humbert 12362*, *12515*, *12931*, *Decary 2588*, *Capuron 456*, *Grevé 271*, *Perrier 6346*.
T. monoceros H. Perr. : *Decary 4363*.
T. tricristata (H. Perr.) R. Cap. : *Perrier 6345*, *6367* ; *1509 S.F.*

D'autres échantillons de *T. tropophylla* ont été rapportés à *T. taliala* H. Perr. et nous les avons également énumérés dans la synonymie.

Nous classerons dans *T. tropophylla* H. Perr. les *Terminalia* à fruits ailés (rouges ou

rougeâtres) dont les feuilles, toujours distinctement pétiolées, ont des nervures (au nombre de 5-10 paires) très nettement saillantes à la face inférieure et bien visibles à la face supérieure, à inflorescences ayant dans le bas de nombreuses fleurs hermaphrodites (exceptionnellement, il semble y avoir des inflorescences entièrement mâles) qui, lorsque un assez grand nombre sont fécondées, donnent des fruits plus ou moins disposés en une sorte de pseudocapitule. L'axe des inflorescences est toujours pubescent. Les fleurs, en grande majorité 5-mères, ont un ovaire ou un pédicelle presque toujours pubescent de même que la face externe du calice (il y a des pieds où ces organes sont glabres). Le calice est en coupe assez largement étalée, à lobes assez aigus ; les étamines sont longuement exsertes. Signalons en outre que les feuilles sont presque toujours lâchement ou assez lâchement groupées sur les rameaux courts. Enfin, autant que nos observations nous permettent de l'affirmer, le tronc des sujets jeunes est recouvert d'une écorce assez profondément fissurée longitudinalement ; cette écorce passe au type Vigne sur les vieux sujets.

Ainsi définie l'espèce occupe le Domaine du Sambirano et, vers le Sud, tout le Domaine de l'Ouest. Dans le matériel assez abondant dont nous disposons nous avons cru pouvoir distinguer une sous-espèce et deux variétés :

1 — Calice caduc après la floraison. Nervures secondaires presque toujours munies de domaties à leur aisselle. Feuilles variant de glabres ou glabrescentes à fortement pubescentes mais non soyeuses-dorées à leur face inférieure. A — Subsp. *tropophylla*

2 — Fruit très distinctement atténué en pied à sa base, presque toujours en forme de cœur renversé, ne dépassant pas 25 mm de largeur, rarement un peu plus large que haut. Feuilles à pétiole dépassant exceptionnellement 15 mm de longueur. a — Var. *tropophylla*

2′ — Fruit sessile sur l'axe de l'infrutescence, sans pied à sa base, nettement plus large que haut et atteignant 35-45 mm de largeur sur 25-30 mm de hauteur. Pétiole atteignant souvent 15-25 mm de longueur. b — Var. *menabeensis*

1′ — Calice persistant longtemps sur le fruit. Nervures secondaires sans domaties à leur aisselle. Feuilles (étroitement obovales ou elliptiques lancéolées) à face inférieure recouverte d'une très dense et très courte pubescence soyeuse, plus ou moins dorée, cachant l'épiderme. Fruit en cœur renversé, atténué en pied à sa base. A′ — Subsp. *palmarum*

a — Var. *tropophylla*

Dans cette variété le fruit est presque toujours en forme de cœur renversé et correspond à celui que Perrier, sous le nom de *T. obcordiformis*, a figuré dans la Flore (fig. 20,2) ; le fruit est longuement atténué à sa base en pied cunéiforme alors que son sommet est émarginé ; en règle générale le fruit est moins large (15-25 mm) que long (17-27 mm), rarement un peu plus large que long (par exemple 19 mm sur 17 mm). Dans quelques exemplaires (*8110 S.F.*, *24611 S.F.*, par exemple) le fruit est nettement plus large que long, à ailes non atténuées en coin vers le bas mais au contraire tronquées, à pied court (2-3 mm) ; ces exemplaires, quant au fruit, font plus ou moins transition avec la variété *menabeensis*, mais leurs feuilles sont celles de la variété *tropophylla*. Ajoutons que presque toujours le noyau du fruit porte sur une de ses faces une aile supplémentaire, nettement plus réduite que les ailes normales, parfois remplacée (ou accompagnée) par quelques protubérances.

Les feuilles ont un pétiole ne dépassant pas 15 mm de longueur ; leur limbe est tantôt obovale (longuement atténué en coin plus ou moins aigu sur le pétiole), tantôt obovale-

oblong (à limbe moins fortement atténué vers le bas et se raccordant brusquement, par un angle assez ouvert, avec le pétiole).

La pubescence des feuilles est très variable ; celles-ci sont tantôt presque glabres (rarement), tantôt glabrescentes, tantôt fortement pubescentes sur les deux faces et douces au toucher (*20405 S.F.*, *11690 S.F.*, *22592 S.F.*, etc.).

Les bords du limbe sont munis de minuscules denticulations à peine visibles (marquées au début par une petite touffe de poils et une glandule fusiforme).

Signalons que l'échantillon *5526 S.F.* a des fleurs entièrement glabres extérieurement.

La variété *tropophylla* est un arbre de la forêt sèche de l'Ouest. On la désigne sous différents vocables : Voarandrano dans le Sambirano, Fatra dans le Sud-Ouest et, plus généralement, Taliala, Mantaliala, Talinala, Talihy dans l'Ouest, et Taly kobay dans la région de Sakaraha.

A cette variété nous rapportons les échantillons suivants :

Sambirano : *8620 R.N.*, Marovato, vallée moyenne du Sambirano.

Ouest (jusqu'aux confins du Centre et du Sud-Ouest) : *5526 S.F.*, Betaramahamay, dans le Bongolava, Port-Bergé ; *Ursch 49* (lectotype de *T. obcordiformis* H. Perr.), *71 S.F.*, *1895 R.N.*, *2066 R.N.*, *2831 R.N.*, *2943 R.N..*, *8110 S.F.*, forêt de l'Ankarafantsika ; *Perrier 13455*, dunes près de Majunga ; *Perrier 1521* et *1521 bis*, bois rocailleux calcaires de Namoroka, près d'Andranomavo (Ambongo) ; *Douliot s. n.*, environs d'Andemba, sud de Maintirano ; *24611 S.F.*, forêt de Tsimembo, près d'Ambereny (Antsalova) ; *Grandidier s. n.*, Morondava ; *20896 S.F.*, forêt d'Andranomena sur sables, entre Andranomena et Marofandilia (Morondava) ; *12821 S.F.*, Maromandia, Antseva, Tuléar ; *9793 S.F.*, *22212 S.F.*, forêt d'Hera, nord-est du massif de l'Analavelona ; *20564 S.F.*, forêt de Jarindrano, rive gauche du haut Fiherenana, à l'est de Maromiandry ; *11910 S.F.*, *13057 S.F.*, *18589 S.F.*, *20578 S.F.*, *Humbert 29610*, forêt du Zombitsy, est de Sakaraha ; *2829 S.F.*, forêt d'Analamary, sud de Sakaraha ; *4988 S.F.*, Soaserana (vallée de la Taheza), sud de Sakaraha ; *11889 S.F.*, vestige forestier sur grès ferrugineux, Ambatry (Betioky) ; *20255 S.F.*, à l'ouest de Vohitsara, route Ambatry à Soalary ; *Humbert 12612*, sommet du mont Vohibaria, près d'Anadabolava, moyen Mandrare ; *22592 S.F.*, crête du massif du Vohidava, près d'Anadabolava ; *22522 S.F.*, forêt d'Analamahitse (Analamatahotra), est de Bekily ; *Seyrig 275* et *64*, *Herb. Jard. bot. Tananarive 5398* (= *Seyrig 64*), *Herb. Jard. bot. Tananarive 5400* (= *Seyrig 275*), Ampandrandava ; *11690 S.F.*, est de Ranohira (Isalo) ; *20405 S.F.*, entre Ihosy et Sakalalina ; *Perrier 6354*, mont Amboloando, près de Zazafotsy.

b — Var. *menabeensis* R. Capuron var. nov.
(Pl. IX)

A var. *tropophylla* differt foliis majoribus, longiore petiolatis, fructibus transversis, sessilibus, majoribus.

Type de la variété : *6912 S.F.*, forêt de l'Antsingy, piste Antsalova-Tsiandro, avant la clairière d'Ambodiriana, Madagascar (holo-, P !).

Dans cette variété les feuilles normalement développées ont un pétiole de 15-27 mm de longueur et leur limbe atteint 5-11 cm sur 3-5 cm ; la face inférieure, dans nos échantillons, est glabrescente ou éparsément pubérulente. Les domaties sont très marquées à l'aisselle des nervures secondaires. Les fruits, fortement empilés en faux capitule, atteignent à maturité 35-45 mm de largeur sur 25-30 mm de hauteur ; ils sont sessiles, l'aile qui entoure le fruit étant tronquée droit à sa base ; le sommet de l'aile est étroitement échancré. Les

fleurs que nous avons pu voir (sur *6838 S.F.* et *20897 S.F.*) avaient un calice pratiquement glabre extérieurement (mais l'ovaire ou le pédicelle étaient densément pubescents).

A cette variété appartiennent les échantillons suivants :

Ouest (Menabe) : *4707 R.N.*, *Léandri 2168*, parts du même échantillon que le type ; *6838 S.F.*, *Léandri 2197* (parts d'un même échantillon), forêt de Tsienimpihy, est du village de Besara (Antsalova) ; *20897 S.F.*, forêt d'Andranomena, entre Morondava et Marofandilia.

A′ — Subsp. *palmarum* R. Capuron subsp. nov.
(Pl. IX)

A subsp. *tropophylla* differt calyce apice fructus persistente ; praeterea a duabus praecedentibus varietatibus differt foliis anguste obovatis vel elliptico-lanceolatis subtus sericeis (pilis brevissimis, adpressis, numerosissimis, epidermidem inferiorem obtegentibus), nervis secundariis basi efoveolatis.

Type de la sous-espèce : *20511 S.F.*, rocailles gneissiques au-dessus d'Italy (baie des Galions, sud-ouest de Fort-Dauphin, Madagascar (holo-, P !).

Les feuilles, dans cette sous-espèce, varient suivant les individus d'étroitement obovales à elliptiques-lancéolées (le rapport longueur sur largeur variant de 3 à 6) ; le limbe des plus grandes feuilles ne dépasse pas 6-7 cm de longueur ; le pétiole, court, varie de 2 à 10 mm. La face inférieure du limbe, même à l'état sénescent, est entièrement recouverte par une couche de pubescence soyeuse, apprimée, de couleur plus ou moins dorée au début, devenant un peu blanchâtre à la fin. Par suite de l'étroitesse du limbe les nervures secondaires sont plus ascendantes que dans les deux variétés précédentes ; les domaties manquent à leur aisselle (ou, si elles sont présentes, elles sont minuscules et cachées par la pubescence). Aucun caractère particulier n'est à signaler dans les inflorescences et les fleurs (à calice pubescent extérieurement). En revanche, les fruits, analogues quant à la taille et à la forme à ceux de la variété *tropophylla*, sont remarquables par la persistance du calice à leur sommet.

T. tropophylla subsp. *palmarum* est le seul *Terminalia* à fruits ailés dont le calice est persistant ; peut-être eut-il été préférable, en raison de cette originalité, de donner à ce taxon le rang spécifique ; cependant l'identité des caractères floraux dans les deux sous-espèces nous a fait hésiter à suivre cette voie.

La sous-espèce *palmarum* n'est, pour le moment, connue que d'une aire très limitée de la région Bevilany-Ranopiso, entre Amboasary et Fort-Dauphin, zone située aux confins des Domaines de l'Ouest, du Sud-Ouest et de l'Est et où semblent localisées un certain nombre d'espèces ; c'est là en particulier que croît le *Neodypsis decaryi*, très beau palmier à feuilles tristiques (d'où le nom donné à la sous-espèce).

Les échantillons suivants sont à lui rapporter :

Sud (confins des Domaines du Sud-Ouest, de l'Ouest et de l'Est) : *22407 S.F.*, entre Bevilany et Tsimela (ancienne route Bevilany-Ambatoabo) ; *11843 S.F.*, *Humbert 28942*, bush, environs de Bevilany ; *11818 S.F.*, au-dessus d'Italy, baie des Galions, sud-ouest de Fort-Dauphin (localité du type).

26. **Terminalia namorokensis** H. Perr.
(Pl. IX)

Terminalia namorokensis H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1**: 31 (1953) ; et *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 64, fig. 16, 1 (1954).

Type : *Perrier 17860*, rés. nat. n° 8, Namoroka (Ambongo), Madagascar (holo-, P !).

Bien que les fruits de cette espèce soient inconnus, il est probable à en juger d'après les ovaires, qu'ils doivent être ailés. S'il en est ainsi, l'espèce doit être affine de *T. tropophylla*. Elle en diffère par ses rameaux plus robustes, ses feuilles plus grandes et à nervures secondaires plus nombreuses.

L'espèce est actuellement connue par deux échantillons provenant tous deux des calcaires de Namoroka (rés. nat. n° 8), le type et l'échantillon *7743 R.N.* Dans ce dernier l'ovaire est glabre (quelques longs poils très fugaces) alors qu'il est pubescent dans le type.

La plante est appelée localement Hazomalama.

27. **Terminalia perrieri** R. Capuron nom. nov.
(Pl. X)

Terminalia ? chlorocarpa H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 34 (1953) non W. W. Fitzg. (1918) ; et *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 73, fig. 18, 5-6 (1954).

Type : *Decary 1019*, Bezofo, à l'est de Maromandia, Sambirano, Madagascar (holo-, P !).

Cette espèce remarquable paraît propre à la partie méridionale du Domaine du Sambirano. C'est tantôt un arbuste, tantôt un arbre pouvant atteindre de fortes dimensions (jusqu'à 25-30 *m* de hauteur et près de 1 *m* de diamètre), à écorce du tronc crevassée. Les feuilles, lâchement groupées sur les rameaux courts, atteignent jusqu'à 10 cm sur 4,5 cm ; leur limbe, à l'état adulte, est glabre (dans sa prime jeunesse il est muni de poils rougeâtres), luisant et plus ou moins discolore sur le sec ; les bords du limbe sont denticulés, le haut des denticulations muni d'une petite glandule fusiforme noirâtre. Les nervures secondaires, obliques, bien saillantes dessous, n'ont pas de domaties à leur aisselle. Comme l'a indiqué Perrier, le réseau est à larges mailles, souvent bien visible dessous.

Les inflorescences sont pendantes, souvent un peu plus longues que les feuilles ; leur axe porte, dans ses deux tiers supérieurs, un très grand nombre de fleurs toutes hermaphrodites (à l'exception peut-être parfois d'une ou deux fleurs apicales dont l'ovaire paraît avorter). Les bractées, relativement grandes (jusqu'à 3-4 mm sur 1 mm), aiguës à la base et au sommet, sont très tôt caduques. L'ovaire, comprimé, très finement pubérulent ou presque glabre, est atténué à sa base en court pédicelle ; ce pédicelle s'allonge beaucoup après l'épanouissement de la fleur et il finit par atteindre, sous le fruit, jusqu'à 5-6 mm, tout en restant filiforme ; entre le calice et l'ovaire il y a aussi une très courte constriction qui s'allonge durant la floraison et qui tombe avec le calice ; celui-ci est en forme de coupe largement évasée et est bordé de 5 lobes largement triangulaires obtus ; il porte quelques rares poils sur sa face externe. Les dix étamines sont longuement exsertes. Les bords de

l'ovaire se dilatent très rapidement pour former les ailes du fruit et, sur certaines grappes, on peut voir, vers le bas, de jeunes fruits ayant presque atteint leur taille définitive, alors que les fleurs du haut sont encore en bouton.

Le fruit, déjà décrit par Perrier, est très caractéristique (pédicelle grêle, ailes minces, de couleur jaune paille). Il s'en développe généralement un grand nombre dans chaque inflorescence.

Terminalia perrieri est fréquent dans les forêts qui recouvrent les pentes inférieures du versant ouest du Manongarivo ; c'est là, souvent, un très bel arbre. Il est également très répandu, à l'état d'arbuste ou d'arbre rabougri, dans les formations dégradées qui recouvrent les collines situées entre le Manongarivo et la presqu'île d'Ampasindava ; il se comporte là en essence de lumière colonisatrice ; il n'est pas rare d'en trouver des peuplements purs ou presque sur les talus de bord de route, dans les éboulis de terrain (lavaka), etc.

Il est désigné sous le nom local de Amaniomby.

Nous lui rapportons les échantillons suivants :

Sambirano (partie méridionale) : *11431 S.F.*, pentes inférieures du Bekolosy, rive droite de l'Antsahankolany (massif du Manongarivo) ; *11517 bis S.F.*, entre Ankaramy et Analanantsoa (ouest du massif du Manongarivo) ; *3888 S.F.*, Andampy, au sud du confluent du Manongarivo et de l'Antsahankolany ; *18897 S.F.*, collines gréseuses entre Maromandia et Ankaramy ; *24834 S.F.*, *24834 bis S.F.*, 15 km au sud d'Ankaramibe, entre Ambanja et Maromandia ; *7689 S.F.*, Ankingafohy, vallée de l'Andranomalaza, à l'est de Maromandia.

GROUPE B

TERMINALIA DU GROUPE « FATRA »

1 — Fruits ailés, de petite taille (6-10 mm sur 4-7 mm), longuement (5-6 mm) pédicellés. Feuilles obovales-spatulées, de 5-20 (-35) mm sur 2-5 (-9) mm. Inflorescences à (1-) 2-6 fleurs. Écorce du tronc du type Vigne. 28. *T. gracilipes*

1′ — Fruits non ailés.

2 — Feuilles de petite taille (atteignant exceptionnellement 5 cm de longueur), de forme générale obovale, largement arrondies ou obtuses au sommet. Écorce du tronc lisse, avec simplement de fins sillons longitudinaux.

3 — Limbe des feuilles adultes glabre ou avec quelques très rares poils. Nervures secondaires fortement ascendantes, souvent très peu distinctes des nervures tertiaires. Ovaire glabre. Inflorescences à 2-5 (-10) fleurs, rarement plus.

4 — Fruit à surface parcourue par 5-8 carènes anguleuses longitudinales. Espèce propre au Domaine de l'Est, fréquente dans la forêt littorale. 29. *T. fatraea*

4′ — Fruit à surface lisse ou munie parfois de quelques rides longitudinales dues à la dessication. Espèce de la Région Occidentale. 30. *T. bovinii*

3′ — Limbe des feuilles adultes distinctement pubescent (loupe !). Nervures secondaires en général bien individualisées et peu ascendantes. Limbe atteignant rarement 2,5 cm de longueur. Ovaire très nettement pubescent. Inflorescences en général à 2 fleurs, rarement 3. Espèce du Sud. 31. *T. ulexoides*

2′ — Feuilles de taille moyenne (limbe atteignant souvent plus de 5 cm) à limbe souvent elliptique ou obovale-elliptique, le plus souvent atténué en coin vers son sommet, celui-ci plus ou moins acuminé. Nervures secondaires nettement saillantes et bien distinctes des tertiaires.

5 — Ramules et feuilles (même jeunes), axe de l'inflorescence et fleurs glabres. Écorce du tronc lisse, avec simplement de fins sillons longitudinaux. Essence du Domaine du Sambirano. 32. *T. calophylla*

5′ — Feuilles adultes présentant des traces nettes de l'abondante pubescence qui les recouvre à l'état jeune. Axe des inflorescences et ovaire pubescents.

6 — Pubescence des organes adultes de couleur rouille ou fauve foncé. Arbres du Domaine du Centre à écorce lisse, simplement avec de fins sillons longitudinaux. 34. *T. rufovestita*

6′ — Pubescence des feuilles adultes d'un gris blanchâtre, parfois légèrement teinté de fauve. Arbres du Domaine de l'Ouest.

7 — Pubescence des feuilles adultes peu dense. Face inférieure du limbe adulte prenant souvent, au séchage, une couleur jaune. Écorce du tronc lisse, simplement avec de fins sillons longitudinaux. 33. *T. leandriana*

7′ — Pubescence des fruits adultes dense. Jeunes organes recouverts d'une longue pubescence soyeuse d'un beau blanc. Écorce du tronc platanoïde. 35. *T. diversipilosa*

28. **Terminalia gracilipes** R. Capuron sp. nov.

Terminalia ulexoides H. Perr. p. p., *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 60, fig. 15/3 (1954), quoad specim. *Humbert 11525*.

Ab caeteris omnibus monopodiali incremento Terminaliis floribus fructibusque longe pedicellatis, fructibus alatis differt.

Frutex vel arbor mediocris ad 10-20 m alta, trunci cortice longitudinaliter sulcata (Vitis vini-

ferae cortice simile), ramis ramulisque valde gracilibus et divaricatis, plus minus pendentibus, ramulis ultimis 0,5-1,5 mm diam. ab initio minutissime puberulis deinde glabris. Ramuli elongati recti, abbreviati brevissimi (vix 0,5-1 mm longi). Folia ramulorum elongatorum alterna, ramulorum abbreviatorum cum inflorescentiis valde congesta, parva, breviter (1-3 mm) petiolata, limbo (5-20 (-35) mm sur 2-5 (-9) mm) obovato vel obovato-spathulato, apice rotundato vel obtuso nonnunquam obscure mucronato, basin versus longissime et anguste cuneatim in petiolum attenuato, membranaceo, adulta glabra vel glabrescentia (pilis solum sub lente visibilibus), costa utrinque plana parum distincta, nervis obsoletis, marginibus integris. Inflorescentiae breves, axi 2-6 mm longo adpresse griseo-puberulo, (1-) 3-6-florae. Flores (4-) 5-meri, omnes hermaphroditi, longe (5-6 mm) pedicellati, pedicello et ovario (ca. 1 mm longo, leviter compresso, infra calycem attenuato) adpresse puberulo, calyce patulo (ca. 2,5 mm diam.) extus sparse puberulo lobis late triangularibus obtusis ; discus crassus, (4-) 5-lobatus, pilis longis rufo-albidis instructus ; stamina longe exserta, glabra ; stylus (2,5-3 mm longus) glaber vel in tertiam partem inferiorem pilis longis instructus. Fructus cum alis 6-10 mm altus (pedicello excluso) et 4-7 mm altus, ambitu elliptico vel ovato, rarius suborbiculare, basi longe (4-6 mm) pedicellato, purpureo-nigro, circumalatus, alis fragilibus 1,5-2,5 mm latis apice breviter angusteque emarginatis, basi truncatis vel rotundatis vel cuneatis, sparse puberulus, nucleo saepe alis vel carinis 1-2 angustissimis supplementariis instructo.

Type : *6950 S.F.*, bush, plateau calcaire avec placages de sables roux, entre Saint-Augustin et Soalara, Madagascar (holo-, P!).

Cette espèce, la seule du groupe « Fatra » à avoir les fruits ailés, peut se confondre facilement à l'état stérile avec *T. ulexoides* H. Perr. Sur le terrain son écorce du type Vigne permet de la reconnaître aisément (dans *T. ulexoides* l'écorce est lisse). Ses fleurs longuement pédicellées permettent aussi de la distinguer aisément.

T. gracilipes est une espèce relativement rare, beaucoup moins fréquente que *T. ulexoides* ; elle était, il y a quelques années, assez abondante aux environs d'Andranohinaly, entre Tuléar et Sakaraha, dans la zone où le bush commence à passer à la forêt tropophylle ; son existence dans cette région est fort compromise, le bush entre Fiherenana et Onilahy s'en allant rapidement en fumée.

Elle est connue sous le nom local de Tsilaiby.

Les échantillons suivants peuvent être rapportés à cette espèce :

Sud (jusqu'aux confins du Domaine de l'Ouest) : *Humbert 11525*, bush xérophile littoral, près de Manombo ; *11949 S.F.*, bush sublittoral entre Tuléar et Manombo ; *Bosser 14208*, bush à *Didierea* sur sables, Tuléar ; *F. Chauvet 371*, gorges du Fiherenana ; *20201 S.F.*, plateau calcaire avec placage de sables roux, vers le P.K. 27, route Tuléar-Sakaraha ; *20776 S.F.*, *id.*, vers le P.K.30, route Tuléar-Sakaraha ; *22209 S.F.*, forêt de Hera sur sables, au nord-est du massif de l'Analavelona ; *20670 S.F.*, sables roux au nord de Beloha ; *M. Keraudren 1363*, plateau calcaire, P.K. 40, route Tuléar-Sakaraha.

29. **Terminalia fatraea** (Poiret) D. C.

Terminalia fatraea (Poiret) D.C., Prodr., 3 : 12 (1828).
Mirobolanus fatraea Poiret, Encycl. Bot., supp. 3 : 708 (1814).
Mirobolanus rhomboidea Poiret, Encycl. Bot., supp. 3 : 708 (1814) ; Tableau encycl. et ill. Genres, 3 : 440 (1823) ubi scriptum ad tabulam 849/1/a-c anno 1800 sine nomine ortam refert.
Terminalia rhomboidea (Poir.) Sprengel, Syst., 2 : 358 (1825).
Terminalia madagascariensis Sprengel, Syst., 2 : 358 (1825).

Terminalia pumila Thouars ex Tul., *Annls Sci. nat.*, sér. 4, **6** : 77 (1856) ; Perrier, *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 32 (1953) ; et *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 68, fig. 18, 1-4 (1954).
Terminalia mariana Tul., *l. c.* : 98 (1856).

Type : *Poivre 52* (« Voua fatre, espèce de buis aromatique », in Herb. Juss., fol. 4066 B).

Il n'y a aucune raison, comme l'a déjà signalé Maureen E. Griffiths (1959 : 826), de suivre Perrier en adoptant pour cette espèce le nom de *T. pumila* Tul. Le basonyme *fatraea* proposé par Poiret a une indiscutable priorité de même que le binôme *T. fatraea* (Poir.) D. C.

Terminalia fatraea est caractérisé par ses fruits dont le péricarpe est parcouru par un certain nombre (généralement 5-8) de carènes longitudinales (qui se retrouvent, atténuées, à la surface du noyau par ailleurs lisse et dépourvu de cavités sur sa périphérie). Le développement des carènes est fort variable même dans une même localité ; c'est ainsi, par exemple, que les échantillons *6298 S.F.* et *4879 S.F.* provenant d'Ambila-Lemaitso ont des carènes beaucoup plus accentuées (environ 1 mm de hauteur) que l'échantillon *13179 S.F.* de même origine. Nous devons noter aussi que dans le nord de son aire, *T. fatraea* a des fruits dont les carènes diminuent beaucoup d'importance ; c'est ainsi que l'échantillon *891 S.F.*, provenant de l'embouchure de la Bemarivo, a des fruits (immatures) munis de carènes nettes mais très peu élevées ; l'échantillon *22728 S.F.*, provenant de Sambava, a des fruits (mûrs) où les carènes sont pratiquement nulles ; dans ce cas, la séparation de *T. fatraea* et de *T. bovinii* Tul. devient des plus délicates.

Les feuilles, coriaces et glabres à l'état adulte (portant de rares poils dans leur jeunesse), mesurent, en règle générale, 2,5-3,5 cm, pétiole compris ; rarement elles atteignent 4 cm, exceptionnellement 4,5. Elles sont plus ou moins obovales ou obovales-cunéiformes, mais le rapport longueur/largeur est très variable car elles sont tantôt étroitement obovales, tantôt largement, tantôt très largement. Les nervures secondaires se détachent de la principale sous un angle très aigu, dépassant rarement 30° ; elles sont finement saillantes sur les deux faces du limbe, surtout en dessous ; souvent le réseau de nervilles et les nervures tertiaires sont presque aussi saillantes qu'elles ; dans ce cas les secondaires se distinguent assez mal de ces dernières.

Les inflorescences ont en général 1-2,5 cm de longueur et portent jusqu'à une dizaine de fleurs ; l'axe de l'inflorescence est glabre ou muni de poils peu denses. L'ovaire est glabre de même que, le plus souvent, l'extérieur de la coupe calicinale.

Les fruits sont pratiquement sessiles ou portés par un pédicelle très court (au plus 1,5 mm). Ils mesurent 12-18 mm de long en général et sont de forme plus ou moins ovoïde, parfois presque globuleuse. Sous un péricarpe mince, charnu et non fibreux, noir à maturité, se trouve un noyau à surface lisse (en dehors des fines carènes très peu accusées) ; la partie interne du noyau, très sclérenchymateuse, est entourée d'une zone plus ou moins large, continue, de tissu lacuneux ; cette zone devient très étroite dans les échantillons du Nord.

Terminalia fatraea est extrêmement répandu dans la zone côtière orientale depuis la région de Sambava jusqu'aux abords de Fort-Dauphin ; il est surtout abondant dans les forêts littorales et sublittorales sur sables. C'est probablement l'essence qui s'approche

le plus du rivage marin en compagnie de *Mimusops commersonii*, *Casuarina equisetifolia*, etc. Sous l'action du vent, il est souvent transformé en buisson tortueux, très bas, à branches très intriquées, présentant un profil en biseau, la pointe du biseau tournée vers le large. Sur certaines plages (Ambila-Lemaitso, Tampina, etc.) on peut voir de nombreux pieds de cette espèce former des touffes très basses (quelques décimètres au plus de hauteur) de plusieurs mètres de diamètre, isolées au milieu des peuplements d'*Ipomaea pes-caprae*, *Hydrophylax madagascariense*, etc. ; le sable poussé par le vent s'accumule contre ces touffes, les ensevelit plus ou moins jusqu'à ce qu'un état d'équilibre s'établisse ; dans ces conditions l'espèce fleurit et fructifie régulièrement. Dans les zones abritées du vent le « Fatra » peut devenir un arbre de 10-15 m de hauteur.

Terminalia fatraea pénètre-t-il à l'intérieur des terres ? Nous n'avons qu'un seul échantillon fructifié (*23953 S.F.*) qui nous permette d'affirmer que l'espèce pénètre jusqu'à une dizaine de kilomètres à l'ouest de Farafangana ; les quelques autres rares échantillons de la région orientale ressemblant à *T. fatraea* que nous avons vus étaient en fleurs et nous n'avons aucune certitude qu'il s'agit bien de cette espèce (en particulier échantillon *20040 S.F.* de la montagne d'Ambre). Si l'espèce existe dans les forêts de l'intérieur elle y est certainement très rare.

Terminalia fatraea existe-t-il en dehors de Madagascar ? Maureen E. Griffiths dans sa Révision des espèces africaines de *Terminalia* (*l. c.* : 825) lui a rapporté un certain nombre d'échantillons provenant des îles Pemba, Zanzibar et Mafia ainsi que des zones côtières du Kenya, du Tanganyika et du Mozambique. Dans sa description, l'auteur indique que les fruits sont lisses (« wings or ridges absent ») et qu'ils mesurent 1-1,2 cm sur 0,5 cm ; d'après nous l'espèce présente en Afrique n'est pas *T. fatraea* mais *T. bovinii* Tul. Dans son énumération d'échantillons l'auteur anglais signale aussi des spécimens malgaches. Parmi eux *Baron 2237* est probablement un *T. bovinii* ; *Bojer s. n.*, à en juger par le dessin qui est donné de ses fleurs (fig. 1, a1-a2) et qui montre des sillons sur l'ovaire, est sans doute un *T. fatraea* ; quant aux échantillons *Cloisel 792* et *Scott Elliot 3048* provenant tous deux de Fort-Dauphin, il s'agit probablement de représentants d'une forme connue localement sous le nom vernaculaire de Kafatray et dont nous possédons trois échantillons (*6004 S.F.*, en fleurs ; *15648 S.F.* et *22310 S.F.*, en fruits). Dans ces échantillons les feuilles, par leur aspect et leur nervation, ressemblent beaucoup à celles de *T. fatraea* mais sont nettement plus grandes (3,5-6,5 cm de long) ; l'ovaire, à pédicelle aussi long que la partie ovarienne proprement dite, porte d'assez nombreux poils ; le fruit (vu à maturité incomplète) est porté par un pédicelle plus net et plus grêle et son corps est de forme oblongue (environ 10 mm de long, apicule compris) ; au lieu de porter plusieurs carènes longitudinales nettes, il est simplement muni de deux marges faiblement marquées le long des sutures entre les deux moitiés du noyau et diffère ainsi sensiblement des fruits typiques de l'espèce. Faute d'échantillons plus nombreux nous permettant de juger de la constance de ces différences, nous nous contenterons de signaler cette forme sans la nommer.

T. fatraea est nommé localement : Voafatra, Voafatrala, Voapirakitra, Voampirakitra, Varirato (ce dernier en dialecte antaifasy).

Nous rapportons à cette espèce les échantillons suivants :

Est : Sans localité précise : *Commerson s. n.*, in Herb. Jussieu ; *Bréon s. n.* ; *Richard s. n.*, *318*, *510* ; *Louvel 116*, *121*. — *891 S.F.* et *Humbert et Capuron 24410*, embouchure de la Bemarivo du

Nord-Est ; *22728 S.F.*, *24924 S.F.*, sables littoraux, sud de Sambava, près du terrain d'aviation ; *8055 R.N.*, Ambohitralanana, sud d'Antalaha ; *Perrier 6351*, *4471 S.F.*, bois littoraux de la baie d'Antongil ; *Perrier 6352*, bord de mer, Mananara ; *Richard 264* et complément, *1893*, *1893/2* (type de *T. mariana* Tul.) ; *Goudot 25*, *Viguier et Humbert 252*, *352*, environs de Tamatave ; *Thouars s. n.*, Foulpointe (type de *T. pulima* Thouars ex Tul.) ; *8613 S.F.*, forêt de Vohibolo, près de Tampina ; *Benoist 808*, *Cours 2889*, *Decary 6362*, *6420*, *6424*, *6456*, *Dumazer s. n.*, *2945 S.F.*, *3764 S.F.*, *4234 S.F.*, *4539 S.F.*, *4879 S.F.*, *6298 S.F.*, *13179 S.F.*, Ambila-Lemaitso ; *Perrier 14088*, dunes près de Vatomandry ; *3272 S.F.*, *4708 S.F.*, Mahanoro ; *4904 S.F.*, Androrangalava, Mahanoro ; *19771 S.F.*, Ankazondratona, près de Nosy-Varika ; *Decary 13670*, *13672*, *13708*, *Geay 7750*, *7844*, *7984*, *5623 S.F.*, *5901 S.F.*, *19682 S.F.*, Mananjary ; *14808 S.F.*, *10133 S.F.*, Manakara ; *Perrier 6361*, dunes littorales bas Matitana ; *7091 S.F.*, Analalava mainty, Vohitrindry, Vohipeno ; *23953 S.F.*, Beravy, P.K. 253, route Ivohibe-Farafangana ; *5113 S.F.*, Loharano, Evato, Farafangana.

L'espèce a été cultivée à l'île Maurice (*Sieber s. n.*, voa fatré) et à la Réunion (*Richard s. n.*, *Boivin s. n.*).

30. **Terminalia bovinii** Tul.
(Pl. XI)

Terminalia bovinii Tul. [1], *Annls Sci. nat.*, sér. 4, **6** : 95 (1856) ; H. Perrier de la Bathie, *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 28 (1953) (*Boivinii*) ; et *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 59, fig. 15, 1-2 (1954).
T. bovinii Tul. var. *microcarpa* Tul., *l. c.*
T. bovinii Tul. var. *chlorophylla* Tul., *l. c.*
T. leandriana H. Perr. var. *ankarensis* H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 28 (1953) ; et *in* H. Humbert, *l. c.* : 58 (1953).

Type : *Bernier*, 2e envoi, no *266*, Vohémar, Madagascar (holo-, P !).

Très voisin de *T. fatraea* (Poir.) D. C., *T. bovinii* Tul. en diffère, d'une part par son aire de répartition qui occupe une grande partie de la région occidentale, d'autre part par quelques caractères morphologiques ; parmi ceux-ci il faut citer les fruits dépourvus de carène longitudinale et généralement de plus petite taille, les feuilles en général moins coriaces et à nervation un peu différente.

Notons que l'échantillon (*Bernier 266*) qui constitue le type nomenclaturel de *T. bovinii* n'est pas bien représentatif de l'espèce telle que nous la comprenons ; cet échantillon qui provient de Vohémar, zone où les aires respectives de *T. fatraea* et *T. bovinii* viennent en contact, a un appareil végétatif très comparable à celui de *T. fatraea* et il ne diffère des représentants de ce dernier que par ses fruits plus petits (nous avons dit en effet que dans le nord de son aire *T. fatraea* avait des fruits à carènes très estompées).

T. bovinii est tantôt un arbrisseau ou un arbuste, tantôt un arbre petit ou moyen qui peut atteindre jusqu'à 10-12 m de hauteur et 0,30-0,50 m de diamètre. L'écorce du tronc est toujours lisse, simplement parcourue par de légers sillons longitudinaux. Les très jeunes rameaux sont brièvement pubérulents mais ne tardent pas à devenir glabres ou glabrescents. Il en est de même pour les feuilles qui, adultes, sont presque totalement glabres (à l'exception du pétiole qui conserve souvent des traces manifestes de pubescence). Les feuilles sont très variables de taille (suivant la provenance, mais aussi sur un même

1. Dans son étude des Combrétacées d'Afrique de l'Est (F.T.E.A., Combretaceae : 78 (1973), G. E. Wickens orthographie cette espèce *T. boivinii* Tul. ; R. Capuron avait choisi de garder l'orthographe de Tulasne, et je pense qu'il n'y a pas lieu de la changer (J. Bosser).

pied) et oscillent en général entre (10-) 15-50 mm de longueur et 5-15 (-20) mm de largeur ; le limbe est obovale, environ deux à quatre fois plus long que large ; le pétiole tantôt est presque nul, tantôt atteint 2-4 mm.

Les inflorescences mesurent 10-20 (-30) mm et comptent 2-5 (-10) fleurs généralement insérées dans la moitié supérieure de l'axe ; celui-ci est glabre ou muni de quelques rares poils. Les fleurs, 5-mères, ont un ovaire glabre atténué en court pédicelle ; la face externe du calice est presque toujours un peu pubescente.

Les fruits sont au nombre de 1-2, plus rarement 3 ou davantage, par infrutescence ; ils ont souvent un net (1-2 mm) pédicelle à leur base ; ils mesurent en général 8-12 mm de longueur totale sur 4,5-6 mm de diamètre ; sur quelques échantillons, que par ailleurs rien ne distingue, les fruits peuvent atteindre jusqu'à 15 mm sur 8 mm. A maturité le péricarpe est charnu et noir.

Le nom vernaculaire le plus employé pour cette espèce est Amaniomby. On trouve également : Fatra, Taly, Mantaly, Tilaitra, Amaniombylahy.

Les échantillons suivants peuvent être rapportés à *T. bovinii* Tul. :

Ouest : *24857 S.F.*, *27281 S.F.*, forêts sur sables, sud de Vohémar ; *27230 S.F.*, massif de Bezavona, entre la Fanambana et la Manambery ; *4588 S.F.*, Antanimilanja, Vohémar ; *27435 S.F.*, forêt d'Andaingo, sud de la rivière d'Andripatra, nord de Vohémar ; *Boivin 2865*, Port Lewen (type de la variété *chlorophylla* Tul.) ; *18977 S.F.*, berges de l'Andranokoho, entre Mahamasina et Ambondromifehy, plateaux calcaires de l'Ankarana ; *7832 S.F.*, presqu'île d'Antonibe, Analalava, calcaires lapiazés ; *14 R. 78*, Ampongorofotsy, presqu'île d'Antonibe ; *18877 S.F.*, environs d'Antsangabe, sud d'Ambondro-Ampasy, Analalava ; *18 R. 48*, forêt d'Ambodimanary, Analalava ; *Perrier 6394*, Ampasimentera, sur la Bemarivo du Nord-Est ; *18842 S.F.*, *Humbert 4034*, dunes environs de Majunga ; *5385 S.F.*, Ankaraobato, Mitsinjo ; *24220 S.F.*, partie nord de la forêt de Tsiombikibo, sud du cap Tanjona (Mitsinjo) ; *24202 S.F.*, lisière sud de la forêt de Tsiombikibo (Mitsinjo) ; *Perrier 1334*, bois sablonneux du Manongarivo (Ambongo) ; *24233 S.F.*, sud d'Antsakoamanera (baie de Marambitsika) ; *Pervillé 652*, sur sables, environs de Soalala (type de la variété *microcarpa* Tul.) ; *24327 S.F.*, lisière ouest de la forêt de l'Ankarafantsika (entre Sainte-Marie et Beronono) ; *74 S.F.*, *81 S.F.*, *1650 R.N.*, *2012 R.N.*, *2551 R.N.*, forêt de l'Ankarafantsika ; *62 R. 174*, Anjiamanitra, Tsaramandroso ; *13039 S.F.*, Bevazaha, Tsaramandroso ; *Perrier 6472 p.p.*, *6473*, *1334 p.p.*, Ankirihitra près du mont Tsitondroina ; *19323 S.F.*, forêt d'Ankarokaroka, près d'Antafia, Sitampiky ; *17764 S.F.*, forêt de Maroaboaly, près d'Antafia, Sitampiky ; *24074 S.F.*, près d'Ambalabongo, entre Ambalanjanakomby et Maevatanana ; *Perrier 341*, le Beritzoka, est de Maevatanana ; *Perrier 6472*, forêt de Kamakama, plateau de l'Ankara (type de *T. Leandriana* H. Perr. var. *ankarensis* H. Perr.) ; *6265 S.F.*, Besalampy ; *12644 S.F.*, Mafaijijo, près de Maintirano ; *19899 S.F.*, Ampasimandroro, Maintirano ; *6809 S.F.*, *Léandri*, *Capuron*, *Razafindrakoto 2101* (parts d'une même récolte), forêt de l'Antsingy, près de la clairière d'Ambodiriana, piste Antsalova-Tsiandro ; *Grevé 45*, Morondava ; *Humbert 11357 ter*, *11359 ter*, vestiges forestiers sur sol gréso-sableux entre Morondava et le prolongement sud du Bemaraha ; *22149 S.F.*, *22151 S.F.*, forêt de Bevona, sur sables, à environ 20 km au nord-nord-est d'Ankilizato, Mahabo ; *22206 S.F.*, forêt de Hera, au nord de Mitia, nord-est du massif de l'Analavelona ; *3386 S.F.*, *9401 S.F.*, forêt de Zombitsy, Sakaraha ; *Humbert 3016*, *2994 bis*, vallée de Ihosy ; *11634 S.F.*, *13730 S.F.*, *22626 bis S.F.*, *22630 ter S.F.*, haut bassin de la Menaraka, est d'Ihosy ; *20412 S.F.*, entre Ihosy et Sakalalina ; *11618 S.F.*, forêt de Kitranga, nord-est d'Ihosy.

31. **Terminalia ulexoides** H. Perr.
(Pl. XI)

Terminalia ulexoides H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 29, fig. 6 (1953) ; et *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 60, fig. 15, 4-7 (excl. 3 quae *T. gracilipes* R. Cap. pertinent) (1954).

Terminalia ulexoides H. Perr. var. *aculeata* H. Perr., *l. c.*, fig. 7 (1953) ; et *in* H. Humbert, *l. c.* : 62, fig. 15, 8-9 (1954).

Type : *Perrier 12836*, dunes, environs de Tuléar, Madagascar (holo-, P !).

Cette espèce est extrêmement voisine de *T. bovinii* et pourrait très bien n'en être considérée que comme une simple variété propre au Domaine du Sud. Les feuilles sont de petite taille (de 0,5 à 2 cm en général, rarement 2,5 cm), plus ou moins largement obovales, arrondies et souvent un peu émarginées au sommet, plus rarement obtuses ; leur pétiole a 0,5-2 mm. Le plus souvent le limbe présente, au moins en dessous, des traces manifestes de pubescence blanchâtre, apprimée, peu visible à l'œil nu ; sur les jeunes feuilles cette pubescence est très dense. Il y a cependant des individus sur lesquels la pubescence foliaire est presque nulle, même sur les organes très jeunes (*20461 S.F.*). Les nervures secondaires sont, dans l'ensemble, nettement plus étalées que dans *T. bovinii* et, quoique parfois peu visibles, mieux individualisées par rapport aux nervures tertiaires et au réseau qui, eux, sont à peine visibles. L'axe des inflorescences est toujours très court et ne dépasse pratiquement jamais 1 cm de longueur ; il porte à son extrême sommet 2 (beaucoup plus rarement 3) fleurs hermaphrodites à ovaire sessile ou atténué en pédicelle extrêmement court (ce caractère permet, entre autres, de distinguer cette espèce de *T. gracilipes* avec lequel elle a été confondue). L'axe de l'inflorescence et l'extérieur des fleurs sont plus ou moins densément poilus, parfois fortement. Les fruits sont toujours de petite taille et mesurent 5-10 mm de longueur ; ils sont ovoïdes, subsessiles ou atténués à la base en un pédicelle peu distinct, très courtement apiculés-aigus au sommet. A maturité le péricarpe, mince, est noir, charnu, dépourvu de fibres (il est comestible).

Bien que la variété *aculeata* (décrite par Perrier d'après l'échantillon *Capuron 427 S.F.*) représente un état moyen de *T. ulexoides* beaucoup plus largement répandu que la variété *ulexoides* elle-même, il ne nous est pas possible de la conserver, trop d'intermédiaires reliant les deux formes ; cette variété correspond aux échantillons qu'on rencontre dans la majeure partie du Domaine du Sud alors que la variété *ulexoides* constitue un terme de passage vers *T. bovinii.* Dans les stations particulièrement arides les rameaux de *T. ulexoides* deviennent spinescents ; la planche photographique 7 de la Révision des Combrétacées de Perrier reproduit un échantillon (*Decary leg.*) qui montre l'extrême degré de spinescence que peuvent atteindre les rameaux.

T. ulexoides occupe tout le Domaine du Sud d'où il remonte, dans sa partie orientale, jusqu'aux confins des Domaines du Centre et de l'Ouest ; c'est parfois un sous-arbrisseau ne dépassant pas 0,50 m de hauteur (dans les formations en limite du Domaine du Sud). L'écorce du tronc est presque lisse et est marquée simplement de très fines fissures longitudinales très peu profondes. On le trouve sur tous les types de sols : sables dunaires, sables roux, calcaires, gneiss, etc.

Le nom vernaculaire qui lui est le plus communément appliqué est Fatra.

Les échantillons suivants peuvent être rapportés à *T. ulexoides* :

Sud : *Humbert 11494*, forêt d'Ampihamy, nord-est de Manombo ; *Humbert et Perrier 2422*, dunes, environs de Tuléar ; *Humbert 20197 ter*, Ranomay, près de Tongobory ; *20700 S.F.*, bush dégradé à *Alluaudia*, bassin de la haute Sakamena, route Ambatry à la Sakoa ; *Decary 16027*,

vallée de la Sakoa ; *Humbert et Swingle 5387*, près d'Itampolo ; *22564 S.F.*, *22557 S.F.*, cap Sainte-Marie ; *427 S.F.*, entre Ambovombe et Tsihombe (type de la variété *aculeata*) ; *11742 S.F.*, *20461 S.F.*, bush à l'est d'Amboasary ; *Humbert et Capuron 29148*, mont Vohitsiandriana, sud de Ranopiso ; *11807 S.F.*, *Humbert et Capuron 29077*, bush en bordure de mer, Italy, baie des Galions, sud-ouest de Fort-Dauphin ; *Decary 3071*, *3085*, *8377*, Behara ; *8532 S. F.*, bush entre Behara et Ambatoabo (vallée de la Mananara) ; *6730 R.N.*, *10077 bis R.N.*, Ankoba, nord d'Imonty (bassin de la Mananara) ; *Decary 9342*, Beteny, limite nord-est de l'Androy ; *Humbert 6769*, bassin supérieur du Mandrare, du col de Vavara à la vallée de la Manambolo ; *Humbert 13103*, mont Morahariva, environs d'Isomono, confluent de la Sakamalio et du Mandrare ; *Humbert 12516*, vallée moyenne du Mandrare, près d'Anadabolava ; *Decary 4371*, massif de l'Angavo, à l'est d'Antanimora ; *11699 S.F.*, environs d'Ambia, entre Antanimora et Imanombo ; *9660 S.F.*, Anja, près de Belindo, Bekily ; *Seyrig 781*, Ampandrandava.

32. **Terminalia calophylla** Tul.
(Pl. XII)

Terminalia calophylla Tul., *Annls Sci. nat.*, sér. 4, **6** : 102 (1856) ; H. Perrier de la Bathie, *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 28 (1953) p. p. (excl. specim. *Ursch 283*) ; et *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 58, fig. 14, 2-4 (1954), ead. observ.

Type : *Boivin s. n.*, forêt de Lokobe, Nossibe, Madagascar (holo-, P !).

Cette espèce est représentée par un arbre de moyenne ou grande taille, ayant généralement 10-15 m de hauteur mais atteignant parfois une trentaine de mètres, et un mètre de diamètre. A l'état adulte, les organes végétatifs sont totalement glabres et, même à l'état jeune, il n'y a que quelques très rares poils. Les feuilles ont un pétiole de 5-10 mm ; le limbe mesure, en règle générale, 3,5-6 cm sur 1,5-2,5 cm ; sa plus grande largeur se trouve entre le milieu et le tiers supérieur ; de ce point le limbe s'atténue en coin très aigu sur le pétiole ; vers le haut il est soit en coin obtus, soit arrondi mais presque toujours il se termine par une cuspide souvent très nette même lorsqu'elle est très courte (elle varie de 2 à 8 mm) ; la nervure principale est bien saillante dessous de même que les nervures secondaires (au nombre de 5-8 paires, assez fortement ascendantes) qui se distinguent assez bien des nervures tertiaires.

Les inflorescences, de 1,5-3,5 cm de long, ont un axe totalement glabre (sauf quelques très rares poils parfois à l'aisselle des fleurs). Les fleurs, 5-mères, sont tout à fait glabres extérieurement (ovaire et calice) ; l'ovaire est pédicellé (la longueur du pédicelle varie, suivant les échantillons, de 1 à 3 mm) et légèrement atténué en bec à son sommet ; le calice, largement étalé et à cinq lobes triangulaires aigus au sommet, ne porte de poils que sur sa face interne.

Le fruit, toujours plus ou moins pédicellé (pédicelle de 1-3 mm), est ovoïde, lisse, et mesure environ 10 mm sur 6 mm (pédicelle basal non compris) ; son sommet porte un apicule prononcé.

T. calophylla Tul. est propre au Domaine du Sambirano. Il est connu sous les noms d'Amaniomby, Amaniombilahy.

Observations : *T. calophylla* se distingue de *T. fatraea* et *T. bovinii* par ses feuilles plus grandes, presque toujours munies d'une cuspide nette à leur sommet, par ses nervures secondaires nettement plus distinctes des tertiaires. Sa glabréité totale le sépare de *T. leandriana*, *T. rufovestita* et *T. diversipilosa*.

T. gracilis Tul. des Comores (Mayotte, Mohéli) n'est très probablement pas distinct spécifiquement de *T. calophylla* : mêmes caractères foliaires, glabréité totale des inflorescences ; seuls les très jeunes rameaux portent une très courte et très rare pubescence et les fruits sont plus petits. A Mohéli l'espèce est connue sous le nom de Mleva.

Les échantillons suivants peuvent être rapportés à *T. calophylla* :

Sambirano : *18931 S.F.*, *19567 S.F.*, *11395 S.F.*, vallée de la Beandrona, nord de Benavony, près d'Ambanja ; *11432 S.F.*, pentes inférieures du massif de Bekolosy (Manongarivo) ; *Perrier 6393*, *11426 S.F.*, *5937 R.N.*, forêt de Lokobe, Nossibe.

33. **Terminalia leandriana** H. Perr.
(Pl. XII)

Terminalia leandriana H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 28 (1953) excl. var. *ankaranensis* H. Perr. ; et *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 58 (1954).

Type : *J. Leandri 165*, rés. nat. nº 9, Tsingy du Bemaraha, Madagascar (holo-, P !).

Cette espèce est certainement très voisine de *T. calophylla* Tul. dont elle ne diffère que par sa pubescence. Nous lui rapportons des arbustes ou des arbres de petite taille, ne dépassant guère une dizaine de mètres de hauteur, à écorce du tronc lisse. Les organes jeunes (ramules, feuilles) sont recouverts d'une dense et assez longue pubescence soyeuse de couleur fauve ou plus ou moins blanche (rappelant alors celle de *T. diversipilosa*). Au fur et à mesure que les organes s'accroissent et deviennent adultes, cette pubescence, tout en prenant une teinte plus claire, devient moins dense et souvent un peu redressée ; on la retrouve sur les ramules adultes, sur les pétioles et le limbe foliaire (surtout sur le trajet des nervures, sur les deux faces). Les feuilles ont un pétiole de (3-) 5-10 (-15) mm. Le limbe, de (2-) 3-6 cm sur (1-) 1,5-2,5 cm, est plus ou moins largement elliptique ou obovale-elliptique, parfois presque lancéolé, à plus grande largeur vers le milieu ou un peu au-dessus, atténué en coin aigu à la base, en pointe vers le haut (le sommet de la feuille montre très souvent une nette tendance à être acuminé) ; sur le sec, à l'état adulte, la face inférieure du limbe prend souvent une teinte jaune. La nervure principale est bien saillante dessous de même que les nervures secondaires (4-7 paires) ; celles-ci sont assez fortement ascendantes et bien distinctes des nervures tertiaires.

Les inflorescences, de 10-25 mm de longueur, ont un axe densément pubescent. Les fleurs, 5-mères, ont un ovaire poilu subsessile ou nettement pédicellé, atténué en bec au sommet ; le calice, pubescent extérieurement, est largement étalé.

Les fruits, ovoïdes, lisses, gardant assez longtemps des traces de pubescence, brièvement pédicellés ou plus rarement sessiles, mesurent 10-12 mm sur 5-7 mm ; ils sont souvent nettement atténués-apiculés au sommet.

Les échantillons de l'Ouest (Nord) ont une nervation tertiaire plus dense que ceux du reste de l'aire et constituée de nervilles assez régulièrement obliques par rapport aux secondaires (nervation un peu scalariforme). Peut-être mériteraient-ils de constituer une variété ou une sous-espèce distincte.

T. leandriana a été décrit sur trois échantillons que Perrier cite comme suit : « Tsingy du Bemaraha, *Leandri 165*, *516 bis* et *716*, type et cotypes » ; il est à peu près évident que

pour Perrier l'holotype de l'espèce est l'échantillon *Leandri 165* ; ce choix est un peu regrettable car c'est lui qui correspond le moins non seulement à l'espèce telle que nous venons de la décrire mais encore aux caractères de pilosité indiqués par Perrier dans sa diagnose ; les feuilles de cet échantillon sont en effet glabres de même que les ovaires ; seuls les axes des inflorescences sont pubérulents ; nous avons été tenté un moment de rattacher cet échantillon à *T. calophylla* Tul., ce qui eût entraîné *ipso facto* la mise en synonymie de *T. leandriana* à cette espèce, quitte à décrire une nouvelle espèce pour les échantillons *Leandri 516 bis* et *716*. Comme il est cependant possible que les différences observées entre, d'une part, *Leandri 165* et, d'autre part, *Leandri 516 bis* et *716* soient d'ordre individuel, nous préférons pour l'instant nous en tenir à la solution adoptée ici. Peut-être de nouvelles récoltes effectuées dans l'Antsingy permettront-elles d'éclaircir ce point.

Remarquons, dans le même ordre d'idées, que les types des espèces du groupe « Fatra » ont dans l'ensemble été assez malencontreusement choisis ; c'est le cas en particulier des *T. bovinii* Tul. et *T. ulexoides* H. Perr.

Nous rapportons à *T. leandriana* les échantillons suivants :

Ouest (Nord) : *23150 S.F.*, plateau calcaire de l'Ankarana, massif d'Ampatsoa, rive droite du Rodo ; *23142 S.F.*, plateau calcaire de l'Ankarana, rebord sud du plateau de Mahory, rive gauche du Rodo ; *22671 S.F.*, plateau calcaire de l'Ankarana, ouest de Mahamasina (Antanatsimanaja).

Ouest (Ambongo-Boïna-Menabe) : *24335 S.F.*, près de Bemikimbo, nord d'Amboromalandy ; *24235 S.F.*, sur calcaires, sud d'Antsakoamanera (baie de Marambitsy) ; *Randriamiera 69 R.N.*, calcaires lapiazés, rés. nat. nº 8, lieu dit Ambatomay, Andranomavo, Soalala ; *Leandri 516 bis*, *716*, *11099 R.N.*, forêt de l'Antsingy ; *6773 S.F.*, plateau calcaire du Bemaraha, environs de Tsiandro ; *22144 S.F.*, *22146 S.F.*, rocailles calcaires, Dabara, est de Mahabo.

34. **Terminalia rufovestita** R. Capuron sp. nov. (Pl. XIII)

Terminalia rufovestita R. Capuron sp. nov. Louvel, Notes sur les bois de Madagascar, « Fatra », *Bull. Écon. Madagascar*, 3e trimestre 1921 : 6, cum icon. (Fl.) ; *ibid.*, 1er trim. 1923 : 7, cum incon. (Fr.).

Arbor ad (10-) 15-25 m alta, trunco ad 0,30-0,50 m diam. cortice laevi tecto. Ramuli et folia juniora densissime tomentosa (pubescentia sericea, sat longa, rufa vel rubiginosa) ; ramuli adulti glabrescentes vel glabri. Folia petiolata (petiolo 8-15 mm longo) limbo adulto (3-7,5 cm × 1,5-3,5 cm) saepius obovato (apice rotundato vel obtusiusculo) nonnunquam obovato-elliptico (tum sat longe apicem versus sat longe attenuato), coriaceo, supra pilis adpressis (sub lente manifestis) praeter nervos instructo, subtus diu hirsuto et tactu molle (folia vetustiora subtus subglabra, nervis exceptis) ; costa et nervi secundarii (6-9-jugi) subtus prominentes ; nervi tertiarii prominuli ad secundarios transversales. Inflorescentiae 3-6 cm longae, 15-30-florae axi dense rufo-pubescente. Flores omnes hermaphroditi extus (ovarium et calix) dense rufopubescentes, 5-meri ; ovarium basi breviter (1mm) pedicellatum, apice attenuatum ; calyx late patulus ; stamina longe exserta. Fructus basi pedicellatus (pedicello 1-4 mm longo), apice saepe apiculatus, modo ovatus (11-15 mm × 7-11 mm) modo cylindraceo-oblongus (19-24 mm × 7-10 mm), laevis.

Type : *20836 S.F.* (Cotypus fructifer, *8412 S.F.*, ex eodem arbore proveniens), forêt d'Ambohitantely, Tampoketsa d'Ankazobe, Madagascar (holo-, P !).

T. rufovestita est caractérisé par l'abondante pubescence roussâtre ou rouille qui recouvre ses organes jeunes (ramules, feuilles) et ses inflorescences.

La face supérieure des feuilles adultes paraît glabre mais lorsqu'on l'examine à la loupe on aperçoit, le long du trajet des nervures, de nombreux poils blanchâtres appliqués contre leur support ; la face inférieure reste longtemps hérissée de poils roussâtres qui donnent au toucher une sensation de velouté ; sur les très vieilles feuilles cette pubescence disparaît en grande partie mais il subsiste toujours des traces très nettes sur les nervures.

T. rufovestita est très affine de *T. leandriana* et *T. calophylla* ; nous pensons que sa localisation dans une aire différente ainsi que les caractères fournis par sa pubescence peuvent, pour l'instant tout au moins, justifier sa séparation comme espèce distincte. De *T. diversipilosa* le séparent la coloration de sa pubescence et surtout les caractères de son écorce : dans *T. diversipilosa* le rhytidome est caduc par plaques, dans *T. rufovestita* il est persistant, l'écorce étant lisse, simplement marquée de fins sillons longitudinaux.

L'espèce est appelée localement Fatra ou Amaniomby.

Les échantillons suivants peuvent lui être rapportés :

Centre et Est (confins du Centre) : *441 R. 56*, *7578 R.N.*, *279 R. 56*, Manakambahiny-Est est du lac Alaotra ; *Perrier 14933*, *159 R. 172*, *20321 S.F.*, forêt d'Analamazoatra, Périnet ; *7369 S.F.*, *8412 S.F.*, forêt d'Ambohitantely, Tampoketsa d'Ankazobe.
Centre Nord ? : *Ursch 283*, Diégo-Suarez (massif de la montagne d'Ambre ?).

35. **Terminalia diversipilosa** H. Perr.
(Pl. XIII)

Terminalia diversipilosa H. Perr., *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 25 (1953) ; et *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Combrétacées, fam. 151 : 51, fig. 13, 1-3 (1954).

Type : *Perrier 6370*, environs de Majunga, Madagascar (holo-, P !).

Cette espèce est un arbuste ou un petit arbre qui n'est encore connu que de la région de Majunga-Soalala. L'écorce qui recouvre le tronc, à rhytidome caduc par plaques, est très nettement platanoïde ; ce caractère distingue parfaitement l'espèce des autres « Fatra » tels que *T. bovinii*, *T. leandriana*, etc. qui poussent dans la même région. Les jeunes ramules d'élongation et les jeunes feuilles sont entièrement recouverts d'une longue et dense pubescence blanche, d'aspect soyeux, appliquée contre son support. Cette pubescence persiste sur la face inférieure des feuilles adultes à laquelle elle donne une teinte grisâtre alors qu'elle disparaît totalement ou presque de la face supérieure. Les feuilles ont un pétiole très net, long de 5-10 mm en général. Le limbe mesure (2-) 3,5-7 cm sur (1,2) 2-3 cm ; il est généralement de forme obovale-elliptique (à plus grande largeur un peu au-dessus du milieu), plus rarement obovale, parfois elliptique (et alors également atténué vers ses deux extrémités) ; le sommet du limbe est le plus souvent largement anguleux, présentant ainsi une nette tendance à s'atténuer en forme de coin obtus. La nervure principale est nettement saillante en dessous ; les nervures secondaires, au nombre de 5-7 paires, sont visibles dessus, bien saillantes dessous et bien individualisées par rapport au reste de la nervation.

Les inflorescences mesurent 1,5-2,5 cm de longueur et portent, dans leurs deux-tiers supérieurs d'assez nombreuses fleurs (plus d'une dizaine en général). L'axe de l'inflorescence et l'ovaire sont recouverts de la même pubescence, blanche et dense, que la face inférieure des feuilles ; l'ovaire, caché par les poils, est atténué à sa base en court pédicelle ;

le calice, largement étalé, pubescent extérieurement, est divisé sur à peu près la moitié de sa hauteur en 5 lobes triangulaires-aigus à leur sommet.

Les fruits, parfois largement ovoïdes (8 mm sur 6 mm), sont le plus souvent étroitement elliptiques (9-11 mm sur 5 mm) ; ils sont sessiles, très brièvement apiculés au sommet ; leur surface, sur laquelle persistent nombre de poils qui recouvraient l'ovaire, est lisse ou parcourue par plusieurs fines carènes longitudinales.

T. diversipilosa n'est actuellement connu que de la région Majunga-Soalala. Nous ne l'avons personnellement observé que le long des berges des cours d'eau, tout près de leur embouchure, dans la zone située immédiatement en arrière de la mangrove (très probablement des eaux saumâtres remontent cette zone au moment des grandes marées) ; il forme parfois des peuplements presque purs.

Nous lui rapportons les échantillons suivants :

Ouest : *Perrier 1637*, bois sur calcaires crétacés, environs de Majunga ; *182 S.F.*, *24087 S.F.*, berges de cours d'eau près de Marohogo (sur la route Majunga-Boanamary) ; *24231 S.F.*, calcaires près d'un cours d'eau, près de l'embouchure, sud d'Antsakoamanera (baie de Marambitsy).

Espèces du groupe « Fatra » insuffisamment connues

Terminalia bimarginata H. Perr.

Annls Mus. colon. Marseille, sér. 7, **1** (1953).

Perrier a décrit cette espèce d'après un unique échantillon récolté dans la région de Mahamena (près d'Isomono) dans le bassin du Manambolo, affluent de la rive gauche du Mandrare. Son caractère principal serait d'avoir un fruit oblancéolé, à plus grand diamètre vers son sommet et orné, sur ses deux tiers inférieurs et de chaque côté, d'une crête latérale, saillante de 1 mm, qui ne se continue pas sur le sommet arrondi en calotte lisse et apiculé.

L'examen du type, très pauvre, nous a laissé penser qu'il s'agirait en réalité de fruits plus ou moins déformés par quelques piqûres d'insecte. Il s'agirait pour nous d'une simple forme de *T. bovinii* ou de *T. ulexoides*.

L'espèce est à rechercher dans la région où a été récolté le type.

Terminalia flavicans Tul.

Annls Sci. nat., **6** : 99 (1856).

Cette espèce a été décrite par Tulasne d'après un échantillon récolté par Bernier, en 1848, dans les environs de Diégo-Suarez. Elle est caractérisée en particulier par des rameaux d'élongation nettement en zigzag et ses feuilles, petites, à nervures saillantes et très visibles à la face inférieure. Nous avons récolté dans la même région (Orangéa, Ivovona, Sahafary, Ankarana) plusieurs échantillons qui appartiennent très certainement à cette espèce, les uns en fleurs, les autres en fruits. C'est donc assez abusivement que nous

les plaçons dans les espèces mal connues. Ceci provient du fait que nous sommes dans l'incertitude en ce qui concerne les caractères de l'écorce du tronc. Dans les calcaires de l'Ankarana nous avons prélevé un échantillon (*24720 S.F.*) sur un arbre de 10-12 m de hauteur présentant un tronc à écorce très nettement platanoïde ; malheureusement les fruits ont été récoltés au sol et sur les rameaux il ne nous a pas été possible de trouver des axes d'infrutescence. Rien, cependant, dans les caractères des feuillages ne permet de séparer cet échantillon de ceux que nous avons récoltés dans les autres localités. Mais pour ceux-ci nous n'avons pas noté les caractères de l'écorce ; il est vrai qu'ils ont été prélevés sur de petits arbres, rejets sans doute de souches d'arbres exploités comme bois de chauffage ; le caractère platanoïde de l'écorce a donc pu nous échapper.

S'il était confirmé que *T. flavicans* avait une écorce platanoïde, l'espèce viendrait se placer au voisinage de *T. diversipilosa*. Elle en diffère très nettement par ses feuilles plus petites, glabres à l'état adulte (elles ne portent de poils que dans leur prime jeunesse et beaucoup moins abondants que dans *T. diversipilosa*), par ses inflorescences ombelliformes constituées d'un axe (pubescent), long de 8-12 mm, portant à son extrême sommet 3-5 fleurs (à ovaire poilu et sessile). Les fruits sont ovoïdes, arrondis ou très obtus à la base et au sommet, lisses, et mesurent 10-11 mm sur 6-7 mm.

Index

Mirobolanus fatraea Poir. 138
» *rhomboidea* Poir. 138
Terminalia ankaranensis R. Cap. 104
» *badamia* Tul. 97
» belini R. Cap. 111
» bimarginata H. Perr. 148
» bovinii Tul. 141
» bovinii Tul. var. chlorophylla Tul. 141
» bovinii Tul. var. microcarpa Tul. 141
» calcicola H. Perr. 105
» calophylla Tul. 144
» *capuronii* H. Perr. 119-124
» catappa L. 97
» crenata Tul. 112
» cyanocarpa R. Cap. 126
» cyanocarpa R. Cap. fa vestita R. Cap. 127
» disjuncta H. Perr. 117
» divaricata H. Perr. 118
» diversipilosa H. Perr. 147
» exculpta Tul. 113
» exelliana R. Cap. 130
» fatraea (Poir.) D.C. 138
» flavicans Tul. 148
» gracilipes R. Cap. 137
» gracilis Tul. 145
» leandriana H. Perr. 141-145
» *leandriana* H. Perr. var. *ankaranensis* H. Perr. 141
» *madagascariensis* Spreng. 138
» mantaliopsis R. Cap. 100
» mantaliopsis R. Cap. var. graminifolia R. Cap. 102
» mantaly H. Perr. 99
» *mariana* Tul 139
» monoceros H. Perr. 102
» namorokensis H. Perr. 135
» neotaliala R. Cap. 128
» *obcordiformis* H. Perr. 119-124-128-131
» *obcordiformis* H. Perr. var. *tricristata* H. Perr. 119
» ombrophila H. Perr. 107
» pauciflora Tul. 126
» perrieri R. Cap. 135
» *pumila* Thouars 139
» *rhomboidea* (Poir.) Spreng. 138
» rhopalophora R. Cap. 110
» *rubrigemmis* Tul. 97
» rufovestita R. Cap. 146
» septentrionalis R. Cap. 114
» seyrigii (H. Perr.) R. Cap. 119
» seyrigii (H. Perr.) R. Cap. var. divaricatopsis R. Cap. 123
» subserrata H. Perr. 108
» sulcata Tul. 115
» *taliala* H. Perr. 119-128-131

Terminalia tetrandra (P. Danguy) R. Cap. 97
» tricristata (H. Perr.) R. Cap. 124
» tropophylla H. Perr. 131
» tropophylla H. Perr. subsp. palmarum R. Cap. 134
» tropophylla H. Perr. var. menabeensis R. Cap. 133
» ulexoides H. Perr. 142
» ulexoides H. Perr. var. aculeata H. Perr. 143
» urschii H. Perr. 106
Terminaliopsis seyrigii H. Perr. 119
» *tetrandrus* P. Danguy 97

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAILLON, H., 1877. — Histoire des Plantes. 6 : 260-266 et 277-281.

CAPURON, R., 1967. — Les Combrétacées arbustives et arborescentes de Madagascar. Centre technique forestier tropical, Tananarive (multicopié, 110 p., 21 fig.).

EXELL, A. W., 1931. — The Genera of Combretaceae. *J. Bot.*, **69** : 113-128.

— 1954. — Combretaceae. *Flora Malesiana Bull.*, sér. 1, **4** : 533-589.

EXELL, A. W., et C. A. STACE, 1966. — Revision of the Combretaceae. *Bolm Soc. broteriana*, sér. 2, **40** (tiré à part : 1-25).

GRIFFITHS, M. E., 1959. — A revision of the African species of Terminalia. *J. Linn. Soc.*, Bot., **55** : 818-907.

PERRIER DE LA BATHIE, H., 1953. — Révision des Combrétacées de Madagascar et des Comores. *Annls Mus. colon. Marseille*, sér. 7, **1** : 1-43.

— 1954. — Combrétacées. *In* : H. HUMBERT, Flore de Madagascar et des Comores, fam. 151 : 1-84.

STACE, C. A., 1965. — The signifiance of the leaf epidermis in the Taxonomy of the Combretaceae, I-A general review of tribal, generic and specific characters. *J. Linn. Soc.*, Bot., **59** : 229-252.

Manuscrit déposé le 26 juin 1973.

PLANCHE I

FIG. 1-8. — *Terminalia mantaly* H. Perr. — 1, rameau fleuri (avec détail des domaties) ; 2, bouton de fleur mâle × 4 ; 3, bouton de fleur hermaphrodite × 4 ; 4-5, fleur hermaphrodite × 4 ; 6, fruits ; 7, section transversale d'un fruit × 1 ; 8, noyau × 1.

FIG. 9-14. — *T. mantaliopsis* R. Cap. — 9, rameau fleuri ; 10, fleur mâle × 4 ; 11, fleur hermaphrodite × 4 ; 12, rameau en fruits (transition avec la var. *graminifolia*) ; 13, section transversale du fruit × 1 ; 14, noyau × 1.

FIG. 15. — *T. mantaliopsis* R. Cap. var. *graminifolia* R. Cap. — 15, rameau en fruits.

PLANCHE I

PLANCHE II

Fig. 1-5. — *Terminalia ankaranensis* R. Cap. — 1, rameau fleuri ; 2, fleur mâle × 4 ; 3, fleur hermaphrodite × 4 ; 4, fruit × 1 ; 5, section transversale du fruit × 1,5.

Fig. 6-14. — *T. calcicola* H. Perr. — 6, rameau fleuri (forme à organes pubescents) ; 7, autre forme de feuille ; 8, fleur mâle × 4 ; 9, fleur hermaphrodite × 4 ; 10, rameau fleuri (forme à organes glabres) ; 11, fleur mâle × 4 ; 12, fleur hermaphrodite × 4 ; 13, fruit ; 14, section transversale du fruit.

PLANCHE II

PLANCHE III

Fig. 1-9. — *Terminalia urschii* H. Perr. — 1, rameau en fruits et section transversale du fruit (échantillon *13140 S.F.*) ; 2, rameau ; 3, fruit ; 4, section transversale du fruit ; 5, noyau (échantillon *7275 S.F.*) ; 6, rameau avec axes d'infrutescence ; 7, fruit ; 8, noyau ; 9, section transversale du fruit (échantillons *15940 S.F.*).

Fig. 10-11. — *T. septentrionalis* R. Cap. — 10, rameau en fruits ; 11, section transversale du fruit.

PLANCHE III

PLANCHE IV

Fig. 1-6. — *Terminalia rhopalophora* R. Cap. — 1, rameau fleuri ; 2, fleur hermaphrodite × 4 ; 3, fleur mâle × 4 ; 4, fruit ; 5, section transversale du fruit ; 6, noyau.

Fig. 7-13. — *T. monoceros* H. Perr. — 7, rameau fleuri ; 8, fleur mâle × 4 ; 9, fleur mâle vue de dessus ; 10, fleur hermaphrodite × 4 ; 11, rameau en fruits ; 12, section transversale du fruit ; 13, noyau.

PLANCHE IV

PLANCHE V

Fig. 1-4. — *Terminalia belini* R. Cap. — 1, rameau fleuri ; 2, fleur hermaphrodite × 5 ; 3, fleur mâle × 5 ; 4, rameau en fruits.

PLANCHE V

PLANCHE VI

Fig. 1-2. — *Terminalia disjuncta* H. Perr. — 1, rameau en fruits ; 2, section transversale du fruit.
Fig. 3-6. — *T. divaricata* H. Perr. — 3, rameau en fruits ; 4, fleur mâle × 8 ; 5, fleur hermaphrodite × 8 ; 6, section transversale du fruit.
Fig. 7-11. — *T. cyanocarpa* R. Cap. — 7, rameau fleuri ; 8, fleur mâle × 8 ; 9, fleur hermaphrodite × 8 ; 10, rameau en fruits ; 11, section transversale du fruit.

PLANCHE VI

PLANCHE VII

Fig. 1-6. — *Terminalia seyrigii* (H. Perrr.) R. Cap. — 1, rameau fleuri ; 2, fleur mâle × 8 ; 3, fleur hermaphrodite × 8 ; 4, 5, 6, rameaux fructifères, formes diverses.

Fig. 7-9. — *T. seyrigii* var. *divaricatopsis* R. Cap. — 7, rameau fleuri ; 8, 9, rameaux fructifères, formes diverses.

PLANCHE VII

PLANCHE VIII

Fig. 1-6. — *Terminalia tricristata* (H. Perr.) R. Cap. — 1, rameau en fruits ; 2, fleur mâle × 4 ; 3, fleur hermaphrodite × 4 ; 4, fruit ; 5, section transversale du fruit ; 6, autre forme du fruit.
Fig. 7-11. — *T. neotaliala* R. Cap. — 7, rameau fleuri ; 8, fleur mâle × 4 ; 9, fleur hermaphrodite × 4 ; 10, rameau avec fruit ; 11, section transversale du fruit.
Fig. 12-16. — *T. pauciflora* Tul. — 12, rameau fleuri ; 13, fleur hermaphrodite × 4 ; 14, fleur mâle × 4 ; 15, fruit ; 16, 2 poils en T × 200.

PLANCHE VIII

PLANCHE IX

Fig. 1-4. — *Terminalia tropophylla* H. Perr. — 1, 2, rameaux en fruits ; 3, fleur hermaphrodite × 5 ; 4, fleur mâle × 5.
Fig. 5. — *T. tropophylla* var. *menabeensis* R. Cap. — 5, fruit.
Fig. 6. — *T. tropophylla* var. *palmarum* R. Cap. — 6, rameau en fruits.
Fig. 7. — *T. namorokensis* H. Perr. — 7, feuille.

PLANCHE IX

PLANCHE X

Fig. 1-4. — *Terminalia exelliana* R. Cap. — 1, rameau en fruits ; 2, fleur hermaphrodite × 5 ; 3, fleur mâle × 5 ; 4, section transversale du fruit.

Fig. 5-7. — *T. perrieri* R. Cap. — 5, rameau en fruits ; 6, fleur × 5 ; 7, section transversale du fruit.

PLANCHE X

PLANCHE XI

Fig. 1-4. — *Terminalia bovinii* Tul. — 1. 2, 3, rameaux en fruits (formes différentes) ; 4, section transversale d'un fruit.
Fig. 5-6. — *T. ulexoides* H. Perr. — 5, rameau en fruits ; 6, inflorescence × 3,5.

PLANCHE XI

PLANCHE XII

FIG. 1-4. — *Terminalia calophylla* Tul. — 1, rameau fleuri ; 2, fleur × 5 ; 3, infrutescence ; 4, section transversale du fruit.

FIG. 5. — *T. leandriana* H. Perr. — 5, rameau en fruits.

PLANCHE XII

PLANCHE XIII

FIG. 1-4. — *Terminalia rufovestita* R. Cap. — 1, 2, rameaux en fruits ; 3, section transversale d'un fruit ; 4, fleur × 3,5.
FIG. 5-7. — *T. diversipilosa* H. Perr. — 5, rameau en fruits ; 6, section transversale d'un fruit ; 7, fleur × 5.

PLANCHE XIII

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., n° 191, sept.-oct. 1973,
Botanique 11 : 89-180.

Achevé d'imprimer le 30 avril 1974.

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 005 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secretariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

MISSOURI BOTANICAL
JUL 17 1974
GARDEN LIBRARY

botanique
12

N° 192 SEPTEMBRE-OCTOBRE 1973

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr. M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1973

Abonnement général : France, 360 F ; Étranger, 396 F.

Zoologie : France, 250 F ; Étranger, 275 F.

Sciences de la Terre : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Botanique : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Sciences physico-chimiques : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, no 192, septembre-octobre 1973, Botanique 12

Contributions à la Flore de la Nouvelle-Calédonie

CXXX. Plantes des îles Walpole et Matthew

par André Guillaumin *

Résumé. — Les îles Walpole et Matthew n'avaient jamais été explorées du point de vue botanique ; nous présentons ici un recensement de leur flore.

L'île Walpole (Walapul), située au sud-est de la Nouvelle-Calédonie dont elle dépend, prolonge au sud, à la latitude de l'île des Pins, l'arc des îles Loyalty : Ouvéa, Lifou et Maré.

D'origine probablement quaternaire, elle est coralliaire avec les poches de phosphate à crandollite [1] dans des anfractuosités irrégulières ne dépassant pas 3 à 4 m de profondeur et avec des poudingues de grains de quartz roulés dont on ignore l'origine [2]. L'auteur anonyme [3] attaché à l'Austral Guano Company, qui séjourna longtemps à Walpole vers 1921, y a trouvé des restes fossiles de *Meolania*, tortue terrestre géante connue au début du Tertiaire et pendant le Pleistocène en Australie orientale, à l'île Lord Howe et dans le sud de l'Amérique du Nord [4].

On peut supposer que, comme pour Maré [5], c'est un volcan oligocène, arasé par la suite, ayant servi de socle aux formations coralliaires depuis le Pleistocène.

Elle aurait été couverte de forêts avec beaucoup de *Pandanus* et d' « Arbres à choux » (*Ceodes Brunoniana* Skottsb. ?) mais sérieusement déboisée quand on a exploité le phosphate pour la Nouvelle-Zélande de 1910 à 1940 [2] ; des indigènes y auraient habité antérieurement.

En mai 1941, l'Amiral d'Argenlieu, Haut-Commissaire dans le Pacifique, y déporta, par « Le Chevreuil », quatre Néocalédoniens qui, bien que ralliés à la France Libre, étaient opposés à sa politique.

Le 25 juin et le 3 septembre 1967, avec « La Lorientaise », Luc Chevalier, Conservateur du Musée de Nouméa, et toute une équipe y débarquèrent en vue de recherches anthropologiques ; il semble qu'il n'y ait pas eu de récoltes botaniques [6].

Le 10 novembre 1972, Henri Hmakone et Gilbert Sam, du Service forestier de la Nou-

* *Laboratoire de Biologie végétale appliquée, 61 rue de Buffon, 75005 Paris.*

1. Tercinier, G., *C. r. Acad. Sci., Paris*, **274**, série D : 1443-1446, 1972.
2. D'après Faivre, J. P., P. Poirier et P. Routier, Géographie de la Nouvelle Calédonie, 1955.
3. *Chin. Journ.*, Changhai, 1929, **11** : 86-90.
4. Ewans, J. W., Continental Drift : A Symposium, par S. W. Craig, Geological Department, University of Tasmanie, Hobart, 1958 : 134.
5. Chevalier, J. P., 1968, Géomorphologie de l'île Maré. *Cahier du Pacifique*, 8 ; Dubois, J. P., 1971, *Journ. Agric. trop. et Bot. appl.*, **18** : 223.
6. *Nouméa Soir*, ex *Bulletin du Commerce*, 25 nov. 1972.

velle-Calédonie, à bord du « Moana », y récoltèrent 45 échantillons dont la liste suit, établie par M. SCHMID, du Centre de l'ORSTOM à Nouméa et H. S. McKEE, du CNRS à Nouméa.

Psilotum nudum Pal.
Aspidium Nidus L.
Phymatodes Scolopendria Ching.
Graminée indéterminable
Pandanus sp.
Ficus obliqua Forst. non Bur.
F. scabra Forst. = *F. aspera* Forst.
Pipturus incanus Wedd.
Kochia hirsuta Nolte
Achyranthes aspera L.
Ceodes Brunoniana Skottsb. = *Pisonia grandis* R. Br.
Cassia Gaudichaudiana Hook. et Arn.
Coesalpinia Bonduc ? ou *Bonducella* ?
Canavalia maritima Thou.
Leucaena insularum Dänik.
Vigna marina Merr.
Oxalis repens Thunb. = *O. corniculata* Auct. non L.
Evodia sp. (peut-être planté)
Croton insulare R. Br.
Excoecaria Agallocha L.
Euphorbia Atoto Forst.
Drypetes Deplanchei Merr. = *Eloeocarpus* ? *Deplanchei* Baill.
= *Hemicyclia Deplanchei* Baill. et Guillaum. [1]
Sida nummularia E. G. Bak.
Abutilon indicum Sweet
Melochia odorata L.
Passiflora suberosa L.
Pemphis acidula Forst.
Eugenia sp. cfr. *oraria* Guillaum.
Trachymene cussonii Guillaum. et Beauvis. = *T. Homei* Seem.
Plumbago zeulanica L.
Jasminum didymum Forst. f.
Ochrosia oppositifolia K. Schum. = *O. elliptica* Labill.
Tylophora insulincola S. Moore
Ipomea congesta R. Br. ?
Stachytarpheta australis Moldenke var. *neo caledonica* Moldenke = *S. indica...*
Plectranthus parvifolius Henkel
Solanum nigrum L.
Bikkia tetrandra A. Gray [2]

1. N'avait encore été trouvé qu'à la Grande Terre et à l'île des Pins.
2. *Bikkia Pancheri* Guillaum. et *B. Comptonii* S. Moore n'en sont peut-être pas distincts.

Guettarda speciosa L.
Morinda citrifolia L.
Ixora collina Beauvis. var. *minor* Guillaum.
Momordica Charantia L.
Emilia sonchifolia DC.
Erigeron crispus Pourret
Tridax procumbens L.
Wedelia uniflora S. Moore

L'île Matthew, dépendant administrativement de la Nouvelle-Calédonie, est un cône basaltique de 142 m de hauteur, encore en activité, sensiblement à mi-chemin entre Nouméa et Souwa (îles Fidji), à la latitude de l'île des Pins, faisant partie de l'arc volcanique qui borde à l'est la fosse des Nouvelles Hébrides et qui atteint 7 000 m de profondeur.

Lorsque MacGyllivray, à bord du « Herald », la reconnut le 4 novembre 1853, il constata qu'il était impossible d'y aborder et estima qu'elle était alors dépourvue de toute végétation [1].

En 1951, en passant en bateau sans m'arrêter, j'ai vu qu'elle était couverte de végétation.

Le 8 novembre 1972, Hmakone et Sam ont pu y aborder et y récolter les espèces suivantes :

Acrostichym aureum L.
Nephrolepis hirsuta Pr. = *Cheilanthes hirsuta* Mett.
Phymatodes Scolopendria Ching
Canavalia sericea A. Gray
Ipomoea Pes-Caprae Roth = *I. biloba* Forst.
Erigeron crispus Pourret
Gnaphalium luteo-album L.
Solanum nigrum L.

Le 13 juin 1973, Jacques Kusser, du Service forestier de la Nouvelle-Calédonie, a récolté en outre :
Ipomoea tiliaefolia Hall. f. ou *J. tuba* G. Don.
Cenchrus calyculatus Cav.

L'île Hunter située un degré au sud-est, îlot volcanique encore en activité, inhabité, est également rattachée à la Nouvelle-Calédonie, mais on ne connaît rien de sa flore.

1. *Hooker's Journ. Bot.*, VI, : 353-363, 1954.

Manuscrit déposé le 19 juin 1973.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 192, sept.-oct. 1973
Botanique 12 : 181-183.

Achevé d'imprimer le 30 avril 1974.

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 005 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

botanique 13

N° 200 NOVEMBRE - DÉCEMBRE 1973

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr. M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1973

Abonnement général : France, 360 F ; Étranger, 396 F.

Zoologie : France, 250 F ; Étranger, 275 F.

Sciences de la Terre : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Botanique : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Sciences physico-chimiques : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, no 200, novembre-décembre 1973, Botanique 13

Mise en place de la silice dans les cellules épidermiques de la feuille d'une Ptéridophyte : *Selaginella kraussiana*

I. Données fournies par la microscopie électronique à balayage, la microscopie de fluorescence et la microanalyse par sonde électronique.

par C. Le Coq, C. Guervin, J. Laroche et D. Robert *

Résumé. — Chez la feuille de *Selaginella kraussiana*, les cellules épidermiques marginales sont porteuses d'ornementations caractéristiques : « dents » munies de « mucron », « verrues ». Des moyens d'investigation morphologique, cytochimique et cytophysique ont permis de suivre la dynamique de la silicification à leur niveau : une étape callosique précède toujours la mise en place de la silice. A leur minéralisation succède celle des parois externes de toutes les cellules épidermiques. L'initiation, le degré, le sens et la rapidité de l'incrustation minérale des ornementations ont été envisagés et discutés en relation avec les phénomènes de croissance.

Abstract. — In the leaf of *Selaginella kraussiana*, the marginal epidermal cells have very distinctive ornamentations : " dents " with a " mucron ", " verrues ". Means of morphological, cytochemical and cytophysical investigations enabled us to follow the dynamic of their silicification ; at their level a callosic stage always precedes the placing of silica. Their mineralisation is followed by the mineralisation of the external walls of all the epidermal cells. We have envisaged and discussed the initiation, the importance, the direction and the speed of the mineral incrustation of the ornamentations in accordance with the growth phenomenon.

La silice, déposée à l'état de gel, évolue progressivement en opale chez de nombreuses plantes, aussi bien dans l'épiderme que dans d'autres tissus. On la trouve en abondance chez les Équisétacées, les Graminacées, les Cypéracées, certaines Urticacées, Chrysophycées, en quantité moindre chez beaucoup d'autres familles : Cholorophycées et Phéophycées [**25**, **26**]. De même, chez les animaux, la teneur peut être élevée, comme chez les Radiolaires et les Spongiaires [**6**]. Ainsi que le font remarquer Lewin et Reiman [**23**], la similitude frappante du produit existant tant chez les plantes que chez les animaux suggère un mécanisme commun de dépôt.

Depuis longtemps déjà, les auteurs, intrigués par la présence de cette substance, se sont interrogés sur son utilité. Est-elle indispensable ? Influe-t-elle de façon directe dans

* C. Le Coq, C. Guervin, *Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Biologie végétale appliquée, 61, rue de Buffon, 75005 Paris.*
J. Laroche, D. Robert, *Faculté des Sciences, Laboratoire de Biologie végétale, 12, rue Cuvier, 75005 Paris.*

les processus nutritionnels comme l'affirment Ching-Hong Chen et Lewin [**3**] pour *Equisetum arvense*, contrairement à ce que pense Whittenberger [**32**] ? Existe-t-il une relation étroite entre l'absorption d'acide silicique et la vie des plantes ? Ces diverses questions demeurent aujourd'hui encore sans réponse définitive, les auteurs lui octroyant un éventail de fonctions. En effet, elle jouerait un rôle, tantôt de soutien ou de protection contre les agents pathogènes et autres prédateurs [**12**, **34**], ce que contestent d'ailleurs Kaufmann *et al.* [**14**], tantôt de prévention contre une excessive perte d'eau à travers l'épiderme (Yoshida *et al.* [**34**] ont montré que la déficience en silice chez le Riz entraîne un accroissement de 30 % environ de la transpiration) aussi bien que contre la chlorose ferrique (Demolon et Bastisse [**5**] ont relevé que la silice assure une pénétration normale du fer chez les plantes) ; enfin, elle participerait au développement harmonieux des végétaux qui en contiennent beaucoup [**3**], voire à celui de toutes les plantes supérieures [**3**, **4**, **31**] en exacerbant la production d'ADN et de protéines.

La multiplicité des réponses atteste l'imprécision de nos connaissances actuelles quant au rôle physiologique joué par cette substance ; elle met en outre l'accent sur le « grand problème biologique que pose le métabolisme du silicium » [**7**].

Les informations touchant la silice chez les Ptéridophytes, hormis le cas des Équisétacées, sont peu nombreuses, anciennes pour la plupart et insuffisamment précises. Nous avons donc, après les études effectuées par Waterkeyn et Bienfait [**30**] en microscopie photonique, entrepris de nouvelles recherches chez *Selaginella kraussiana*, en faisant appel à des méthodes d'investigation plus récentes. Jusqu'ici, en effet, les auteurs se sont heurtés à des difficultés d'ordre technique pour identifier et localiser la silice dans les structures biologiques. L'emploi du microanalyseur à sonde électronique lève, aujourd'hui en grande partie, ces difficultés et autorise à proposer des réponses à deux questions essentielles. La première concerne la sécrétion de silice chez cette espèce (le mot sécrétion étant pris dans son acception la plus large, incluant l'excrétion). Est-elle le fait de quelques cellules privilégiées comme le laissent penser les travaux de Waterkeyn et Bienfait [**30**] ou bien, à l'exemple de ce que l'on constate dans les feuilles âgées de *Triticum aestivum* [**1**], de toutes les cellules épidermiques ? Cette seconde éventualité conduirait à la mise en place d'un dépôt parfaitement atypique morphologiquement, comparé à celui bien défini qui caractérise les phytolithes d'opale rencontrés dans les idioblastes [**1**]. La deuxième question intéresse la détermination, au niveau de la cellule épidermique, des mécanismes qui président à la formation des dépôts siliceux, en relation avec l'état plus ou moins actif, voire sénescent, d'une cellule en cours de sécrétion.

Selaginella kraussiana, en raison des quantités relativement faibles de silice exprimées, constitue un matériel adéquat pour tenter de résoudre ces deux problèmes. Cette espèce n'est cependant pas exempte de tout reproche ; c'est ainsi qu'elle ne nous a pas permis de déterminer la forme chimique sous laquelle se présente le silicium excrété. Est-ce une forme d'opale comme chez *Equisetum arvense* ou bien un gel de silice ? Peut-on étendre à cette Ptéridophyte l'affirmation de Lewin et Reimann [**23**] selon laquelle les études d'absorption aux infra-rouges autant que celles de dissolution « show that the form of amorphous silica present both in Higher Plants and in Diatoms is that of a silica gel », c'est-à-dire une forme de silice hydratée amorphe, donc d'acide silicique polymérisé ?

Deux articles successifs permettront de rendre compte de nos observations, l'un consacré aux données morphologique, cytochimique et cytophysique, l'autre aux aspects

ultrastructuraux de l'incrustation siliceuse de la paroi squelettique des cellules de l'épiderme foliaire.

La première partie de ce travail envisagera la silicification d'une part à l'échelle de la cellule, d'autre part à celle de l'organe foliaire.

Matériel et technique

Sur des individus de *Selaginella kraussiana* (Kunze) Al. Br. (Sélaginellacées) cultivés dans les serres du Muséum d'Histoire naturelle de Paris, nous avons prélevé des microphylles très jeunes du bourgeon (fig. 1) et d'autres plus âgées disposées le long de la tige. En liaison avec leur position sur l'axe par rapport au sol, la tige étant couchée, les microphylles se distribuent en deux types différant par la taille et la forme. Les phénomènes de minéralisation étant identiques dans les deux types, nous nous référerons toujours aux plus grandes pour simplifier les comparaisons.

Plusieurs techniques conduisant à des résultats complémentaires se sont révélées nécessaires à l'analyse des processus de la silicification. Elles sont de trois ordres : morphologique, cytochimique et cytophysique.

1. Techniques morphologiques

Les microphylles ont été observées en microscopie photonique à fond clair et en contraste de phase-fond noir après un séjour de 24 h dans un mélange éclaircissant, le chloral-lactophénol. D'autres observations ont été réalisées à l'aide du microscope électronique à balayage. Dans ce dernier cas, le matériel frais a été collé sur des portoirs caractéristiques de l'appareil et recouvert d'une pellicule d'or-palladium d'environ 250Å d'épaisseur, selon la technique que nous avons mise au point [**11**].

2. Technique cytochimique : mise en évidence de la callose

Les microphylles, préalablement éclaircies par le chloral-lactophénol, ont été colorées par une solution de bleu d'aniline selon la technique de Currier et Strugger, citée par Jensen [**13**] ; nous avons toutefois prolongé le temps de coloration jusqu'à 50 mn. Les préparations ont été observées en lumière de fluorescence avec un filtre d'excitation UG1 de 2 mm.

Après examen en microscopie à fluorescence, certaines feuilles firent l'objet d'observations au microscope électronique à balayage, analyses couplées permettant de suivre la double évolution morphologique et chimique de leurs ornementations.

3. Technique cytophysique : mise en évidence de la silice

Pour cette étude, le matériel, préparé suivant la méthode décrite par Laroche [**18**, **19**], fut examiné au moyen d'un microanalyseur à sonde électronique. Les photographies présentées résultent de l'enregistrement dit par image « X » ou « balayage », l'appareil étant réglé de façon à mettre uniquement le silicium en évidence.

Résultats

1. Les différentes formations visibles sur une feuille adulte

Une feuille adulte, prélevée sur l'axe à quelques centimètres de l'apex, présente trois types d'ornementations distincts par la forme et la localisation : les verrues (v), les dents (d) munies de mucron (m) et les mamelons (ma) (fig. 7). L'image « X » (fig. 5), obtenue au microanalyseur à sonde électronique, révèle que toute la surface foliaire, y compris les ornementations, est silicifiée et que la densité du dépôt décroît de la périphérie vers la région médiane.

a — *Les « verrues »* [1] (fig. 8, v)

Ce sont des excroissances à sommet arrondi, mesurant 3 à 4 μ de large à la base et 3 μ de haut. Leur surface est lisse et régulière. Elles sont strictement localisées, sur la face adaxiale de la feuille, sur les 3 ou 4 assises cellulaires les plus marginales. Chaque cellule porte une, plus rarement 2 rangées de 7 à 15 verrues à peu près équidistantes les unes des autres (5 μ environ).

b — *Les « dents »* [1] (fig. 9)

La bordure foliaire est constituée par une file de cellules morphologiquement très différenciées, les unes allongées (75 μ), les autres (fig. 2) longues d'une quarantaine de μ et larges de 16 μ, se prolongeant par une dent (fig. 2 et 9, d). Cette dernière, haute d'environ 25 μ, revêt la forme d'un tronc de cône, légèrement incurvé vers le bord de la feuille ; sa grande base mesure 16 μ et sa petite 8 μ. Au sommet de cette dent, pointe un mucron conique (fig. 2 et 9, m), riche en silicium (fig. 4), haut d'une dizaine de μ et admettant un diamètre basal de 5 μ. Il est recouvert par une cuticule lisse au sommet et plissée à la base (fig. 9, c).

c — *Les mamelons* (fig. 7 et 8, ma)

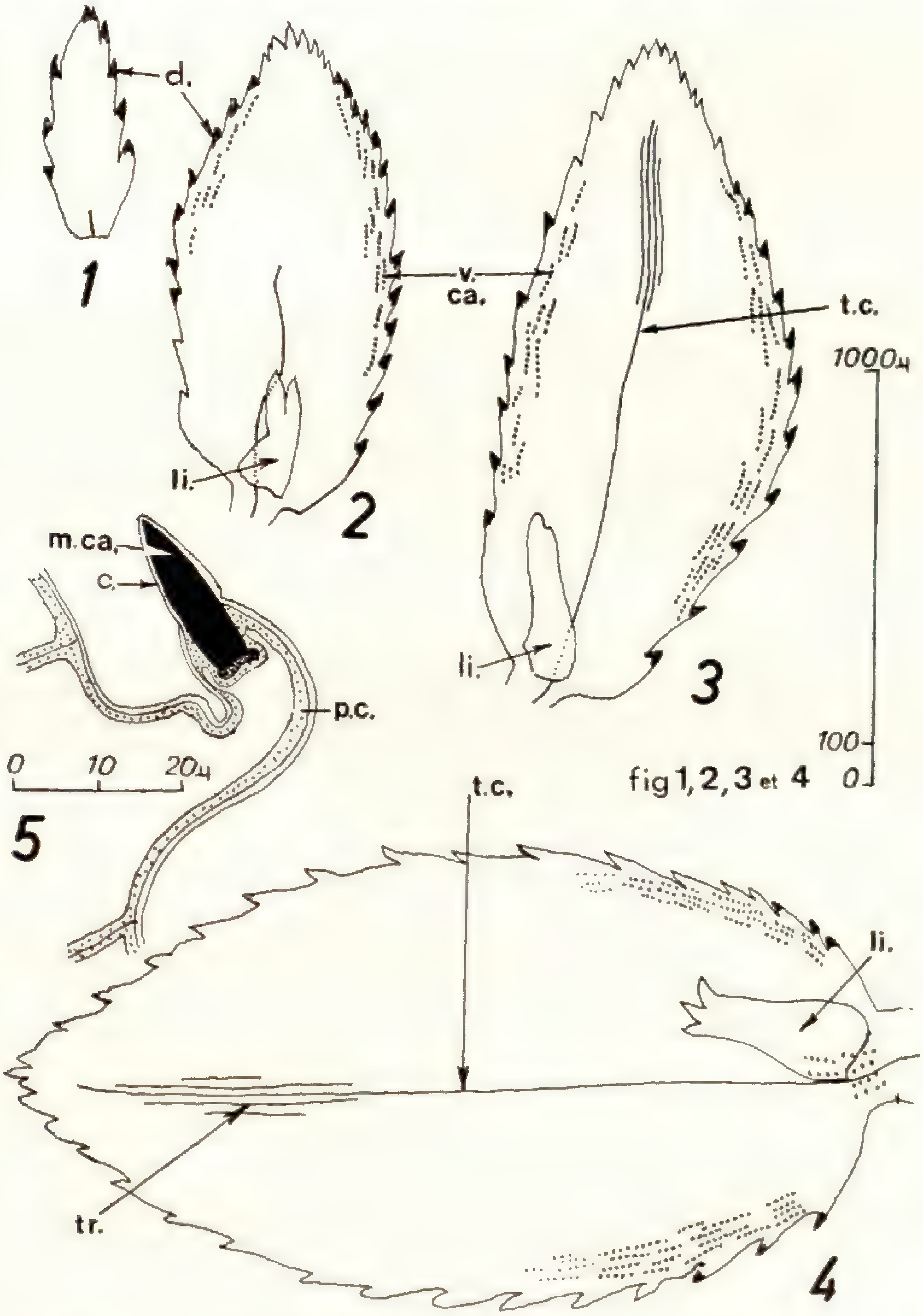
Outre les verrues et les dents, de nombreuses petites formations appelées mamelons existent sur la seule face adaxiale du limbe ; en nombre important, ces mamelons n'excèdent pas 0,5 μ d'épaisseur.

2. La silicification au cours de la croissance foliaire

Pour définir les étapes essentielles qui jalonnent la mise en place du dépôt siliceux nous avons étudié les feuilles d'âges croissant (c'est-à-dire de plus en plus éloignées de l'apex), mais toujours situées dans le bourgeon.

1. Nous avons respecté, pour ces deux types d'ornementations, la terminologie de Waterkeyn et Bienfait [**30**].

TABLEAU 1. — Étapes callosiques présiliceuses au cours de l'ontogenèse foliaire.



1. Très jeune feuille du bourgeon (située près de l'apex). 2. Jeune feuille du bourgeon. 3. Feuille d'âge moyen du bourgeon. 4. Feuille plus âgée du bourgeon. 5. Détail d'une dent callosique d'une feuille d'âge moyen du bourgeon. Les mucrons des dents et les verrues callosiques sont figurés en noir. c, cuticule ; d, dent ; li, ligule ; m ca, mucron callosique ; p c, paroi cellulosique ; t c, traces-conductrices ; tr, trachéides ; v ca, verrues callosiques.

a — *La très jeune feuille* (tabl. I, 1 ; fig. 1, tjf)

Une très jeune feuille, caractérisée par l'apparition des premières trachéides (tabl. I, 1), est longue d'environ 500 μ. C'est le moment où les premières ornementations sont perceptibles sur toute la bordure foliaire : des dents dotées chacune d'un mucron et aux dimensions très proches de celles relevées dans la feuille adulte. Toutefois le mucron est callosique comme l'attestent les examens pratiqués en fluorescence (fig. 15, flèches) ; épais de 4 μ à sa base et haut de 5 μ, il possède une extrémité arrondie (fig. 10, m ca). La cuticule (fig. 10, c) partout présente sur la dent et le mucron n'est pas, à ce stade, intimement adhérente au niveau de ce dernier.

b — *La jeune feuille* (tabl. I, 2 ; fig. 1, jf)

Chez une feuille de longueur sensiblement double (1 200 μ), où les trachéides atteignent la moitié de la hauteur (tabl. I, 2), on relève des modifications morphologiques et cytochimiques :

— présence de verrues et mamelons callosiques ;

— silicification des dents.

A ce stade de développement, à la dissymétrie de la feuille répond une inégalité de répartition des dents et verrues : celles du bord présentant la plus petite courbure sont en nombre moindre que celles du bord opposé (voir tabl. I, 2 ; fig. 15).

Les *verrues* (fig. 11, v ca) apparaissent dans la moitié supérieure de la face adaxiale de la feuille, au niveau des assises les plus marginales. Hautes de 2 à 3 μ et larges à la base de 3 à 4 μ, on en dénombre une douzaine par cellule. Leur surface est légèrement granuleuse et leur sommet fréquemment creusé d'une petite dépression de 0,5 μ de diamètre (fig. 11, dp). Toutes sont callosiques (fig. 16 et 17, v ca).

Concomitamment à l'apparition des verrues, a lieu à la surface de toutes les cellules de la face adaxiale celle de *mamelons* très légèrement fluorescents (fig. 11 et 17, ma) ; cette fluorescence atteste que dans sa forme de jeunesse le mamelon passe par une phase callosique.

Les *dents* moyennes et basales sont entièrement callosiques (fig. 15, m ca), les sous-apicales à la fois callosiques et siliceuses et les apicales uniquement siliceuses (fig. 6 et 15).

Les dents basales sont larges de 15 μ et hautes de 35 à 40 μ ; chacune porte un mucron callosique (fig. 11, m ca) d'une dizaine de μ de longueur et large à la base de 5 μ. La cuticule subit un étirement très net, objectivé par les plis visibles à sa base. Le mucron se termine à l'intérieur de l'extrémité de la dent à une dizaine de μ de profondeur par une base très élargie, en forme de disque d'une dizaine de μ de diamètre et d'épaisseur légèrement inférieure à 1 μ (fig. 12, 19 et 20). Ainsi la longueur totale du mucron terminal est approximativement double de celle exprimée à l'extérieur.

La morphologie des dents médianes, calloso-siliceuses, rappelle celle des dents de la base.

Les dents de l'extrémité (fig. 13 et 14), larges d'une dizaine de μ, sont terminées chacune par un mucron siliceux de 7 μ et large à la base de 5 μ. Ce dernier, pointu, est recouvert

de la cuticule tendue et plissée au niveau de l'épaulement marquant le raccord avec la dent (fig. 14). Dans une feuille de cet âge, la silicification, limitée aux dents apicales, est très rapide et donc difficile à suivre.

c — *La feuille d'âge moyen* (tabl. I, 3 ; fig. 1 f m)

Il s'agit d'une feuille d'environ 1 500 μ de longueur, dotée d'un appareil vasculaire ayant gagné le tiers supérieur. Un tel organe permet de situer avec précision dans la partie basale la zone d'accroissement par mérèse ; cette zone est visualisée par la fluorescence des très jeunes parois callosiques (fig. 18, flèche).

Les verrues, toujours localisées dans les seules assises marginales, se répartissent maintenant sur toute la bordure limbaire (fig. 18) sauf au sommet. Si les basales sont entièrement callosiques, les apicales (fig. 18, v) subissent une imprégnation minérale qui débute en leur périphérie.

Leurs mamelons sont encore légèrement fluorescents (fig. 17, ma).

Les dents, de la région basale à la région apicale, présentent tous les termes de passage entre celles à mucron entièrement callosique et celles à mucron entièrement siliceux. Nos observations sur leur silicification progressive sont en accord avec celles rapportées par Waterkeyn et Bienfait [**30**]. Cinq grands moments peuvent cependant être discernés : celui où le mucron est entièrement callosique (fig. 19, m ca : tabl. I, 5), celui où se manifestent les premiers signes d'imprégnation siliceuse à sa base et en périphérie (fig. 20), celui où seuls sa base et son axe présentent encore de la callose (fig. 21), celui où ne persiste qu'un disque basal callosique (fig. 21), celui enfin où il n'existe plus de callose par suite d'une substitution totale de silice. Pendant ces stades de minéralisation, la cuticule conserve son intégralité.

d — *La feuille plus âgée du bourgeon* (tabl. I, 4 ; fig. 3)

Elle mesure alors environ 2 000 μ et possède un système nervuraire bien développé. Des verrues callosiques se mettent en place dans la zone d'insertion de la ligule (tabl. I, 4) : apparues tardivement, elles ont des caractères s'identifiant à ceux des verrues marginales. Toutes les ornementations marginales sont silicifiées, hormis quelques dents et verrues callosiques de la base.

Au terme de la silicification nous aurons une feuille adulte, telle celle que nous avons décrite précédemment.

Discussion

Nous envisagerons successivement les faits essentiels intéressant la silicification à l'échelle de la cellule, puis ceux concernant l'ensemble de la feuille.

1. La silicification à l'échelle cellulaire

Une feuille de *S. kraussiana* est caractérisée par trois types d'ornementations : les dents munies de mucrons, les verrues et les mamelons. Les deux premiers, localisés sur les deux ou trois assises des cellules épidermiques marginales de la face adaxiale, initialement

callosiques, sont, à l'état adulte, de nature siliceuse. Le dernier, présent sur toutes les cellules épidermiques de la face adaxiale, possède initialement de la callose et subit une évolution qu'il ne nous a pas été possible de suivre ici mais que nous envisageons d'étudier ultérieurement à l'aide de moyens d'investigations différents. WATERKEYN et BIENFAIT [**30**] ont rapporté chez ce même matériel la présence de dents et de verrues mais n'ont pas signalé l'existence des mamelons.

Outre ces ornementations qui correspondent à des sites privilégiés de minéralisation, il existe sur la totalité de la feuille adulte une couche siliceuse continue. La sécrétion de silice chez *S. kraussiana* n'est donc pas réduite à quelques cellules spécialisées [**30**] mais est le fait de toutes les cellules épidermiques.

Les formations siliceuses exodermiques et l'imprégnation générale de l'épiderme par la silice ne sont pas spécifiques à la Sélaginelle ; de nombreux auteurs les ont décrites chez diverses plantes [**2, 15, 16, 20, 21, 27, 29**].

Au niveau des verrues et des dents, la paroi externe des cellules épidermiques accumule une substance organique, la callose, progressivement remplacée par une substance minérale, la silice. Pour chaque mucron, comme pour chaque verrue, la substitution de silice à la callose se réalise selon les mêmes modalités : elle débute par la base et la périphérie et progresse à la fois vers le sommet et vers le centre. La minéralisation y est donc basifuge et centripète. Le fait que le stade siliceux final soit toujours précédé d'un stade callosique semble particulier à cette espèce puisque, à notre connaissance, il n'en est pas fait mention dans les phénomènes de silicification habituellement décrits.

L'incidence de l'étape callosique est essentielle pour les mucrons et les verrues. C'est au cours de cette étape qu'ils doublent leurs mensurations et acquièrent des dimensions et une morphologie définitives. Aspect et taille sont donc déterminés précocement par l'accumulation de callose, la minéralisation ultérieure n'ayant pour seul effet que l'accentuation du relief.

Certains auteurs ont suggéré qu'il existerait un rapport étroit entre la transpiration et le dépôt de silice [**9, 19, 28, 33**] : la silice circulerait à l'état d'acide mono-silicique et se déposerait sous la forme de silice hydratée ou opale ; la silicification est d'autant plus importante que la transpiration est plus grande et par conséquent le flux d'eau plus intense.

Chez *S. kraussiana*, les émergences callosiques présentent des déformations particulières, imputables à l'évaporation sous vide préalable à l'observation au microscope électronique à balayage : dépression à l'extrémité des verrues, non-adhérence de la cuticule au mucron. Ces faits attestent, selon nous, la richesse en eau de la callose et supposent l'existence d'un flux d'eau important en ces points. Le rapport étroit existant entre la callose et la silice, au début du développement foliaire, peut être relié au flux d'eau préludant à la silicification [**9, 19, 28, 33**]. A cette phase de minéralisation caractérisant le stade juvénile s'oppose une seconde intéressant la suite du développement foliaire pendant laquelle s'instaure un rapport nouveau silice - glucides de la paroi autre que la callose [**8, 14, 22**].

2. **La silicification à l'échelle de la feuille**

Au sein d'un bourgeon, les feuilles d'âge croissant permettent de reconstituer les différents moments de la minéralisation. Cette dernière est très précoce, à l'exemple de ce que l'on constate chez l'Avoine [**14**] ou chez *Equisetum* [**19**]. Chez la très jeune feuille n'existent

que des mucrons callosiques ; plus tard, apparaissent des verrues également callosiques, tandis que les premiers phénomènes de silicification affectent les mucrons du sommet de la feuille. Chez une feuille plus âgée, la minéralisation atteint l'ensemble des mucrons et des verrues ; pour chacun des deux types, elle progresse dans le sens basipète, celle des mucrons précédant toujours celle des verrues. Enfin, chez une feuille adulte, l'incrustation minérale est totale et a gagné à la fois les ornementations et les parois externes des cellules épidermiques de toute la surface foliaire ; pour un niveau considéré, elle présente un gradient décroissant de la périphérie à la région nervuraire.

Ayant insisté sur la non-simultanéité de la silicification, considérons à présent la vitesse de réalisation de ce phénomène qui varie avec la position occupée par l'ornementation sur la feuille. La longueur toujours moindre des mucrons apicaux et le nombre important des stades calloso-siliceux rencontrés chez les mucrons médians et basaux prouvent que le temps nécessaire à la silicification est nettement plus long chez ces derniers.

Selon la conception classique, la minéralisation ne peut être amorcée qu'après l'arrêt de l'apport de matières organiques nécessaire à la croissance de la paroi [**10**, **24**]. Les faits ci-dessus s'accordent mal avec une telle hypothèse. Il nous paraît plus vraisemblable d'opter pour une conception qui admettrait que c'est à la minéralisation que revient le rôle d'inhibiteur de croissance et partant d'apport de matières organiques.

La feuille de *S. kraussiana* est donc caractérisée par :

— une progression basipète de l'incrustation minérale,

— une vitesse de silicification d'autant plus grande que l'on s'adresse à des ornementations plus proches du sommet,

— un arrêt de croissance des cellules épidermiques consécutif au début de la minéralisation.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. Blackman, E., 1969. — Observations on the development of the silica cells of the leaf sheath of wheat (*Triticum aestivum*). *Can. J. Bot.*, **47** : 827-838.

2. — 1971. — Opaline silica bodies in the range grasses of southern Alberta. *Can. J. Bot.*, **49** : 769-781.

3. Ching-Hong Chen et J. C. Lewin, 1969. — Silicon as a nutrient element for *Equisetum arvense*. *Can. J. Bot.*, **47** : 125-131.

4. Coombs, J., et B. E. Volcani, 1968. — Studies on the biochemistry and fine structure of silica-shell formation in Diatoms. Chemical silicon induced by metabolic transients in *Navicula pelliculosa*. *Planta*, Berlin, **80** : 264-279.

5. Demolon, A., et E. M. Bastisse, 1944. — Rôle vecteur de la silice dans les phénomènes géochimiques et physiologiques ; application au traitement de la chlorose ferrique. *Annls agr.* : 265-297.

6. Drum, R. W., 1968. — Electron microscopy of siliceous spicules from the freshwater sponge *Heteromyenia*. *J. Ultrastruct. Res.*, **22** : 12-21.

7. Duchaigne, A., 1962. — Richesse en silicium des végétaux. C. r. 87e Congrès natn. Soc. sav., Poitiers.

8. Engel, W., 1953. — Untersuchungen über die Kieselsäureverbindungen in Roggenhalm. *Planta*, Berlin, **41** : 358-390.

9. Frey-Wissling, A., 1930. — Über die Ausscheidung der Kieselsäure in den Pflanzen. *Ber. dt. bot. Ges.*, **48** : 179-183.

10. Frey-Wissling, A., et K. Mühlethaler, 1965. — Ultrastructural plant cytology. 377 p., Elsevier Publ., Amsterdam.

11. Guervin, C., et C. Le Coq, 1968. — Étude caryologique à l'aide de l'ultramicroscope à balayage. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **266** : 1239.

12. Ishibashi, H., et M. Kawano, 1963. — Physiological function of silica in the Rice plant. *Bull. Fac. Agric. Yamaguchi Univ.*, **9** : 917-922.

13. Jensen, W. A., 1962. — Botanical histochemistry. W. H. Freeman Edit., San Francisco.

14. Jones, L. H. P., A. A. Milne et S. M. Wadham, 1963. — Studies of silica in the cat plant — II. Distribution of the silica in the plant. *Pl. Soil*, **18** : 357-371.

15. Kaufman, P. B., W. C. Bigelow, R. Schmid et N. S. Ghoshen, 1971. — Electron microprobe analysis of silica in epidermal cells of *Equisetum. Am. J. Bot.*, **58** : 309-316.

16. Kaufman, P. B., S. L. Soni, J. D. Lacroix, J. J. Rosen et W. C. Bigelow, 1972. — Electron probe microanalysis of silica in the epidermis of Rice (*Oryza sativa* L.) internodes. *Planta*, Berlin, **104** : 10-17.

17. Lanning, F. C., 1961. — Silica and calcium in black raspberries. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, **77** : 367-371.

18. Laroche, J., 1967. — Localisation de la silice par le microanalyseur à sonde électronique. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **265** : 1695-1697.

19. — 1968. — Contribution à l'étude de l'*Equisetum arvense* L. III — Recherches sur la nature et la localisation de la silice chez le sporophyte. *Revue gén. Bot.*, **75** : 65-115.

20. — 1969. — Étude des concrétions siliceuses de l'épiderme de l'*Equisetum arvense* L. au microscope à balayage. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **268** : 2417-2418.

21. Laroche, J., C. Guervin, C. Le Coq et Vo Thi Dao, 1970. — Intérêt taxinomique de l'excrétion siliceuse chez les Equisétacées. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **270** : 2958-2960.

22. Laroche, J., D. Robert, C. Le Coq et C. Guervin, 1972. — Apports de la cytochimie, de la cytophysique, des microscopies électroniques par transmission et à balayage à l'étude des phénomènes de silicification chez la feuille de *Selaginella kraussiana* L. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **275** : sér D, 2671-2674.

23. Lewin, J. C., et B. E. F. Reimann, 1969. — Silicon and plant growth. *A. Rev. Pl. Physiol.*, **20** : 289-304.

24. Mehra, P., et O. Sharma, 1965. — Epidermal silica cells in the Cyperaceae. *Bot. Gaz.*, **126** : 53-58.

25. Millington, W. F., et S. R. Gawlik, 1967. — Silica in the wall of *Pediastrum. Nature*, **216** : 68.

26. Parker, B. C., 1969. — Occurrence of silica in brown and green algae. *Can. J. Bot.*, **47** : 537-540.

27. Parry, D. W., et F. Smithson, 1957. — Detection of opaline silica in grass leaves. *Nature, Lond.*, **179** : 975-976.

28. Sangster, A. G., et D. W. Parry, 1971. — Silica deposition in the grass leaf in relation to transpiration and the effect of dinitrophenol. *Ann. Bot.*, **35** : 667-677.

29. Soni, S. L., P. B. Kaufman et W. C. Bigelow, 1971. — Electron microprobe analysis of the distribution of silicon in leaf epidermal cells of the cat plant. *Phytomorphology*, **20** : 350-363.

30. Waterkeyn, L., et A. Bienfait, 1967. — Les émergences callosiques et silicifiées des feuilles de Sélaginelles. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **264** : 1608-1611.

31. WERNER, D., et A. PIRSON, 1967. — Über reversible Speicherung von Kieselsäure in *Cyclotella cryptica*. *Arch. Mikrobiol.*, **57** : 43-50.

32. WHITTENBERGER, R. T., 1945. — Silicon absorption by Rye and Sunflower. *Am. J. Bot.*, **32** : 539-549.

33. YOSHIDA, S., Y. OHNISHI et K. KITAGISHI, 1959*a*. — The chemical nature of silicon in the rice plant. *Soil Pl. Fd, Tokyo*, **5** : 23-27.

34. YOSHIDA, S., Y. OHNISHI et K. KITAGISHI, 1959*b*. — Role of silicon in rice nutrition. *Soil Pl. Fd, Tokyo*, **5** : 127-133.

Manuscrit déposé le 25 septembre 1973.

PLANCHE I

Fig. 1, 2 et 3. — Clichés réalisés en microscopie photonique à contraste de phase-fond noir après éclaircissement par le chloral-lactophénol.

1. Bourgeon de *S. kraussiana*. a : apex ; t j f : feuille très jeune ; j f : feuille jeune ; f m : feuille d'âge moyen. 2. Détail d'une portion marginale du limbe d'une feuille adulte : dent (d) avec mucron (m) silicifié. La bande blanche correspond à la cuticule (c) ; son épaisseur inégale est imputable à la technique photographique. p c, paroi cellulosique silicifiée. 3. Feuille plus âgée du bourgeon ; ligule (li) et traces conductrices (t c).

Fig. 4, 5 et 6. — Mise en évidence du silicium à l'aide du micro-analyseur à sonde électronique. (Laboratoire des microsondes du BRGM. Orléans — La Source.)

4. Image « X » obtenue par balayage d'une dent silicifiée de feuille âgée. 5. Image « X » obtenue par balayage d'une portion du limbe d'une feuille adulte. La silice est présente sur toute la surface et se distribue selon un gradient d'importance décroissante de la périphérie vers le centre. 6. Image « X » obtenue par balayage d'une portion de limbe d'une jeune feuille au début de la silicification. Seule l'extrémité apicale présente une réponse positive au niveau des mucrons (m) des dents, réponse concrétisée sur le cliché par plusieurs taches blanches.

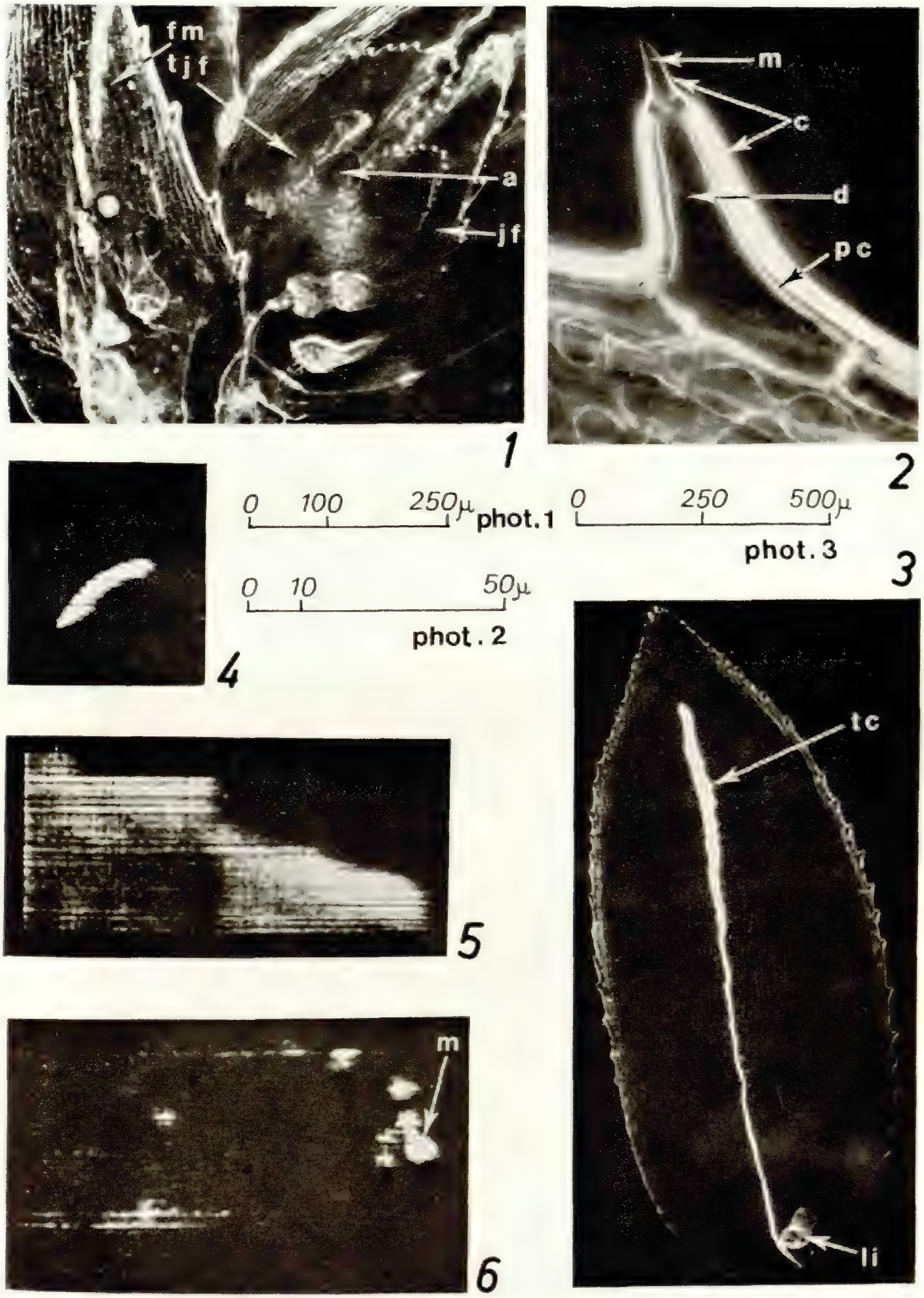
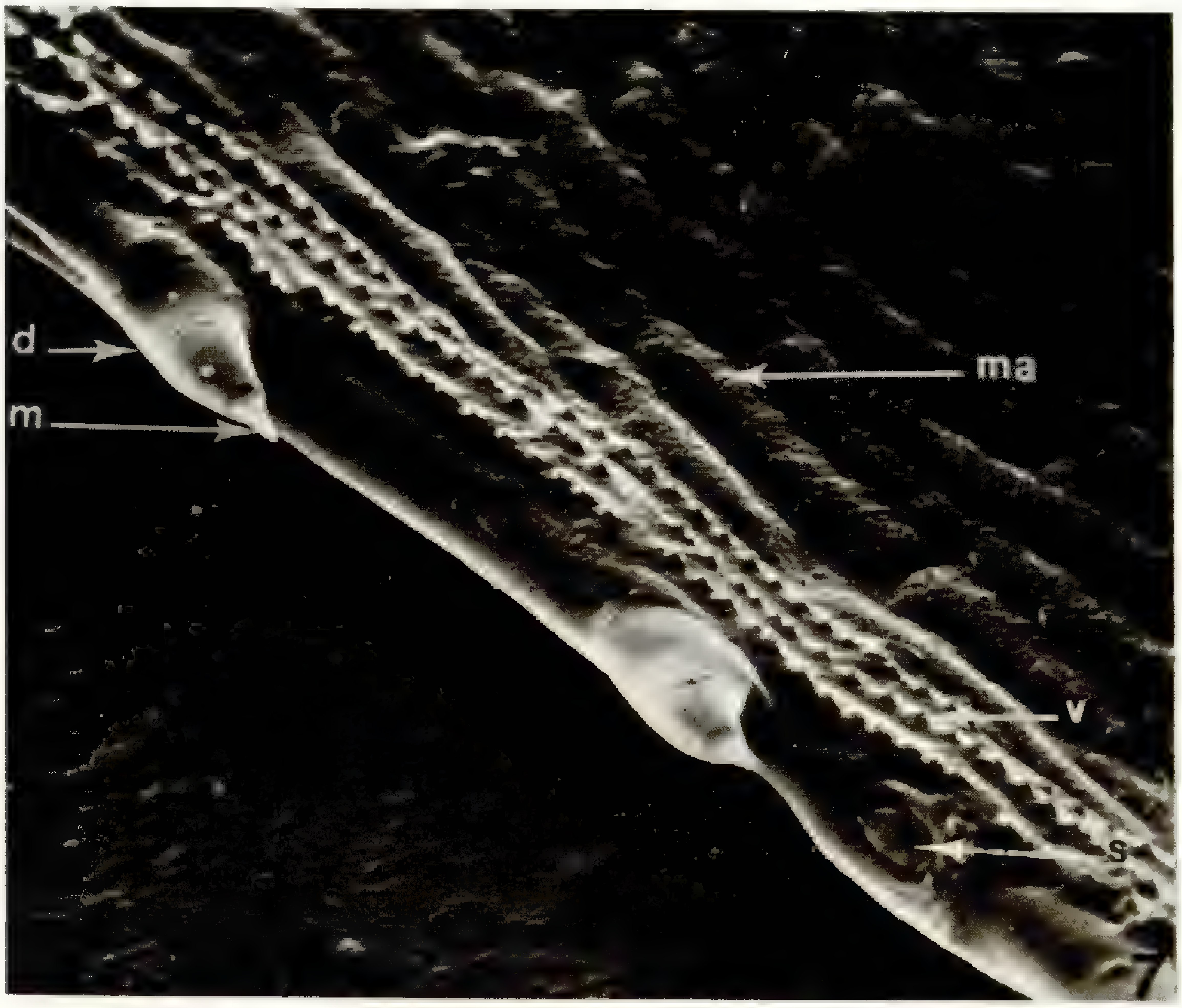

fm
tjf
a
jf
1
m
c
d
pc
2
0 100 250µ phot.1
0 250 500µ
phot. 3
3
0 10 50µ
phot. 2
4
tc
li
5
m
6

PLANCHE I

PLANCHE II

Fig. 7 et 8. — Face adaxiale de la feuille de *S. kraussiana* en microscopie électronique à balayage. (Clichés Stéréoscan, Laboratoire de Géologie du Muséum.) Le matériel n'a pas subi de traitement éclaircissant.

7. Feuille adulte. Les dents (d) et les verrues (v) siliceuses sont visibles sur les assises épidermiques marginales ; les mamelons (ma) sont difficilement perceptibles à ce faible grossissement. s, stomate aquifère (G × 475) . 8. Feuille adulte. Détail du cliché précédent : verrues (v), mamelons (ma) (G × 1900).



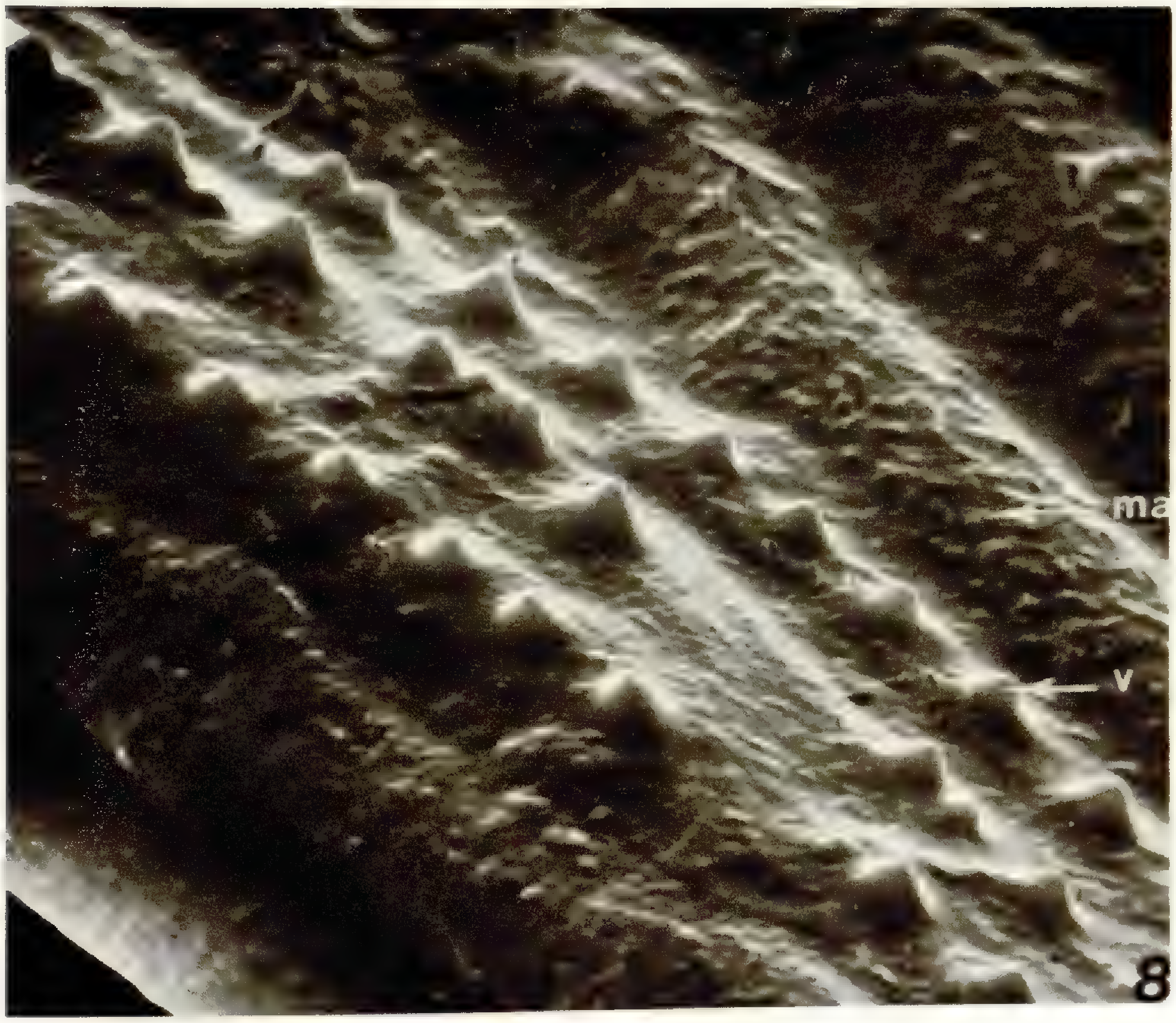


PLANCHE II

PLANCHE III

Fig. 9 et 10. — Dents de la face adaxiale de la feuille de *S. kraussiana* en microscopie électronique à balayage. (Clichés Stéréoscan, Laboratoire de Géologie du Muséum et Laboratoire d'Écologie générale du Muséum.) Le matériel n'a pas subi de traitement éclaircissant.

9. Partie sommitale siliceuse d'une dent (d) de feuille adulte ; au niveau du mucron (m) terminal la cuticule est plissée (c) (G × 4800). 10. Dent (d) d'une très jeune feuille à mucron callosique (m ca) et à cuticule (c) ondulée (G × 10000).

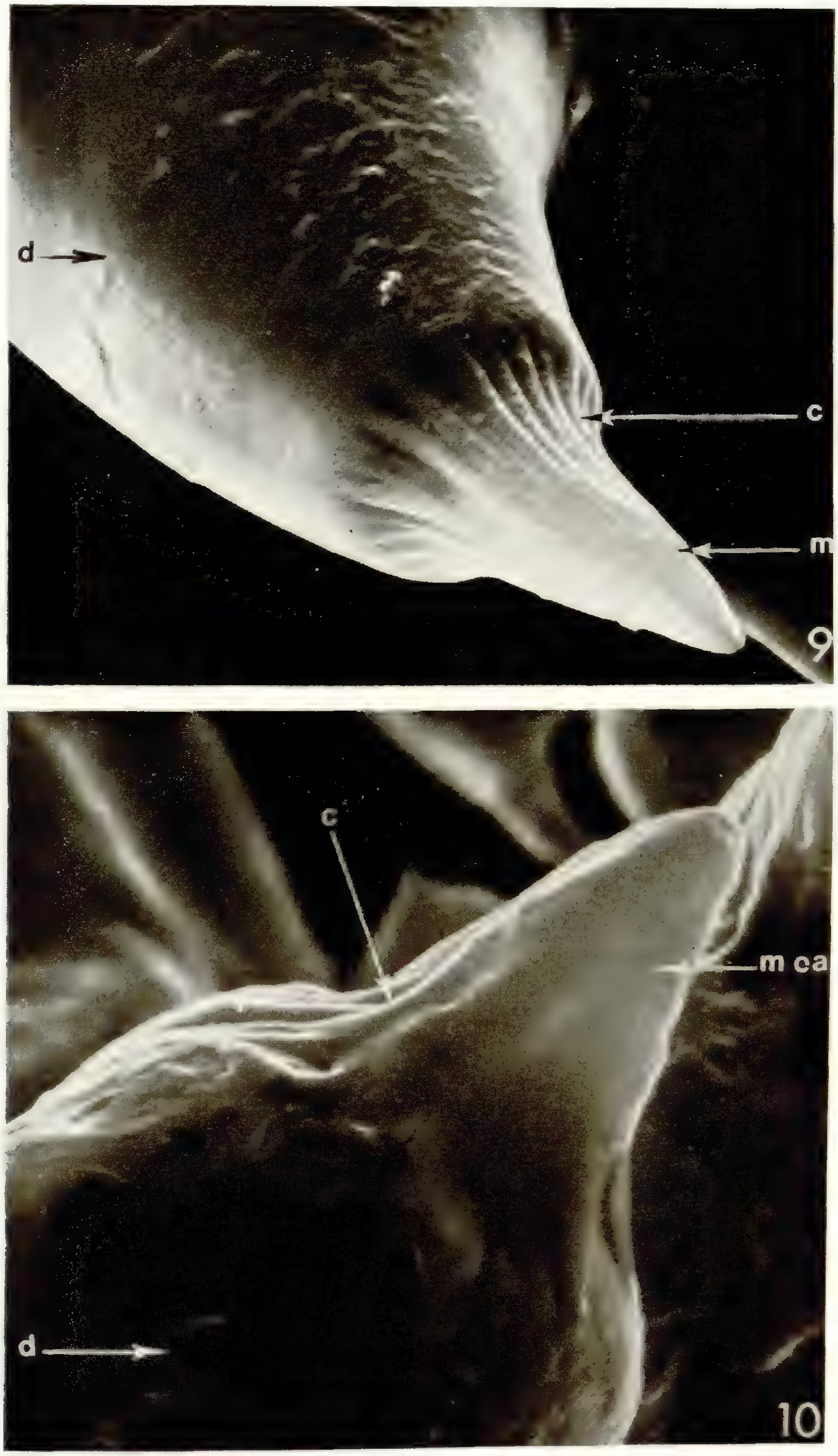
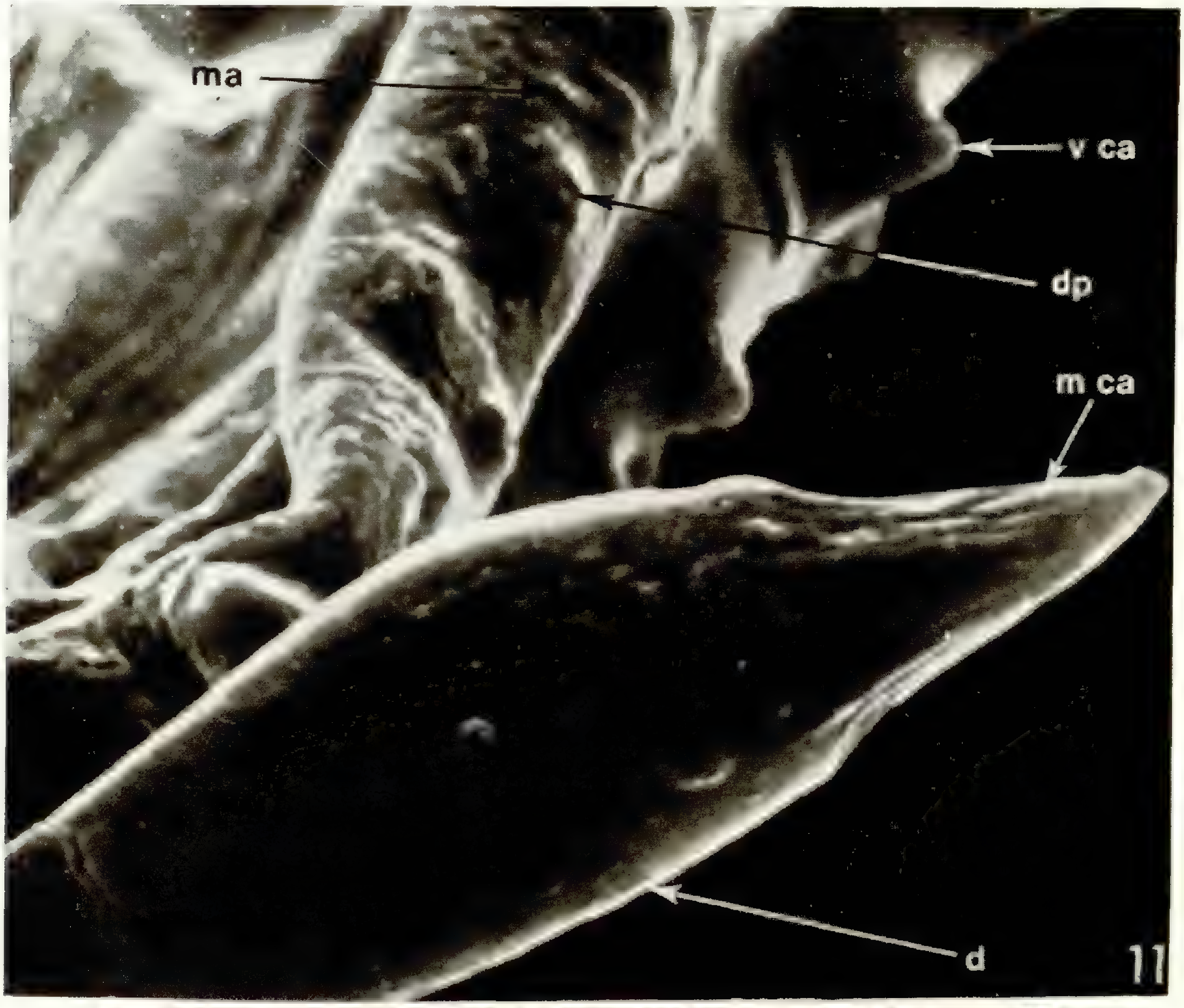


PLANCHE III

PLANCHE IV

Fig. 11 et 12. — Ornementations de la face adaxiale de la feuille de *S. kraussiana* en microscopie électronique à balayage. (Clichés Stéréoscan, Laboratoire d'Écologie générale du Muséum.)

11. Portion basale d'une jeune feuille n'ayant subi aucun traitement éclaircissant. Les verrues callosiques (v ca) montrent à leur sommet une petite dépression (dp). La dent (d) possédant un mucron callosique (m ca) est recouverte d'une cuticule nettement étirée (G × 4400). 12. Portion de dent (d) d'une jeune feuille ayant subi un traitement pour l'observation en fluorescence. Mucron callosique (m ca) à base très élargie et insérée dans le sommet déprimé de la dent ; l'aspect quelque peu dilaté du mucron et la dépression nettement accentuée de la zone d'insertion du mucron sur la cellule porteuse sont imputables au traitement préalable subi par l'échantillon en vue des études en fluorescence (G × 5750).



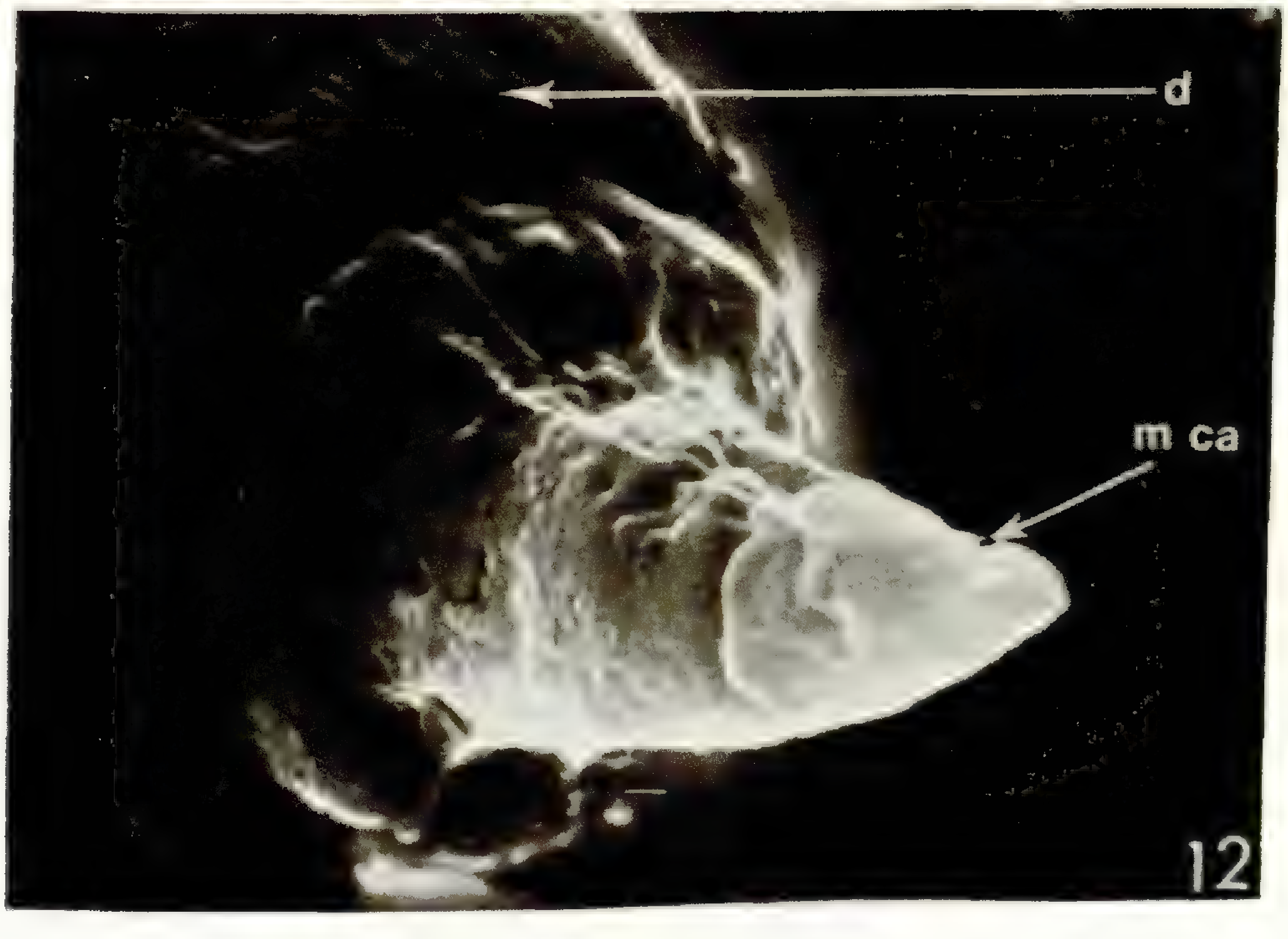


PLANCHE IV

PLANCHE V

Fig. 13. — Dent (d), proche de l'apex, à mucron siliceux (m) et à cuticule peu plissée (c) d'une jeune feuille n'ayant pas subi de traitement éclaircissant (G × 5250).

Fig. 14. — Vue générale de l'apex montrant les nombreuses dents (d) à mucron siliceux (m) d'une jeune feuille n'ayant pas subi de traitement éclaircissant (G × 1000).

(Clichés Stéréoscan, Laboratoire d'Écologie générale du Muséum et Laboratoire de Géologie du Muséum.)

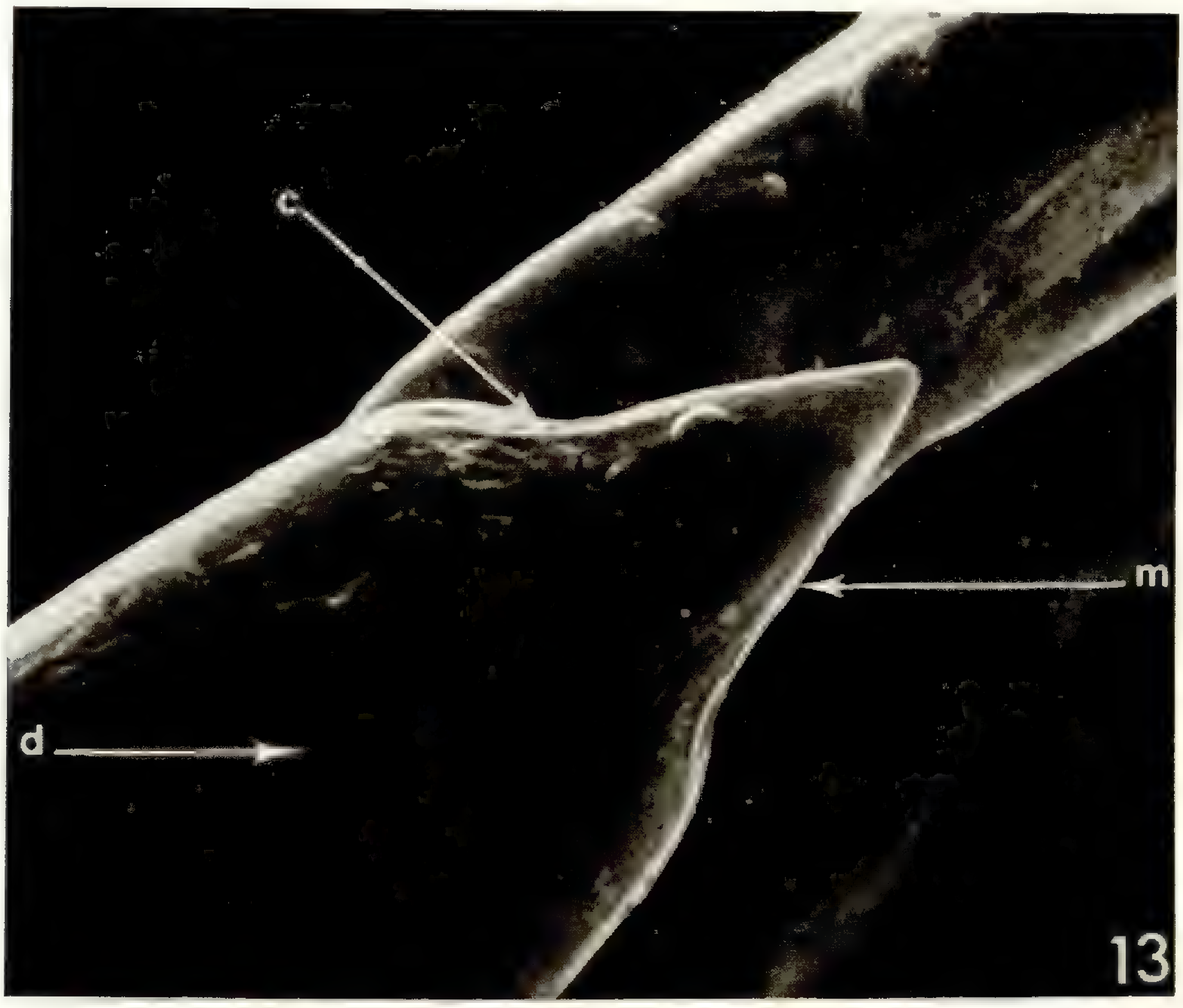


PLANCHE V

PLANCHE VI

Fig. 15 à 21. — Mise en évidence de la callose à l'aide de la microscopie de fluorescence.

15. Jeune feuille montrant la répartition des dépôts callosiques en bordure du limbe ; ceux-ci sont repérables au niveau du mucron des dents basales et médianes (m ca) et à celui des verrues subapicales et médianes (v ca). Les dents les plus apicales ont un mucron siliceux (m). En bas et à gauche du cliché, les dents fortement callosiques (flèches) appartiennent à une très jeune feuille superposée à la précédente. 16. Verrues callosiques d'une jeune feuille, vues de profil (v ca). 17. Alignement de verrues callosiques (v ca) vu de face sur le limbe d'une jeune feuille. On repère en outre une légère fluorescence au niveau des mamelons (ma) en bas et à gauche du cliché. 18. Feuille d'âge moyen. Le cliché illustre le gradient décroissant de réponse positive des ornementations à la fluorescence, depuis la région basale jusqu'à la zone subapicale ; nettement callosiques vers la base (v ca et m ca), les verrues et les dents le sont de moins en moins vers l'apex (v et d). La flèche, en bas et à gauche du cliché, indique une jeune paroi callosique séparant les deux cellules-filles résultant d'une division. li : ligule. 19 et 20. Feuille d'âge moyen montrant des dents (d) pourvues chacune d'un mucron callosique (m ca). Le mucron, sur la figure 20, est partiellement silicifié à sa base. Sur la figure 19, on note l'existence de nombreuses verrues callosiques (v ca), très fluorescentes, alignées dans le sens de l'élongation cellulaire. 21. Dents situées en position médiane (d) d'un limbe de feuille âgée. Le mucron (m) de celle visible sur la gauche du cliché présente une base et un axe callosique ; dans celui de la dent de droite, la callose se résoud à un disque basal faiblement fluorescent.

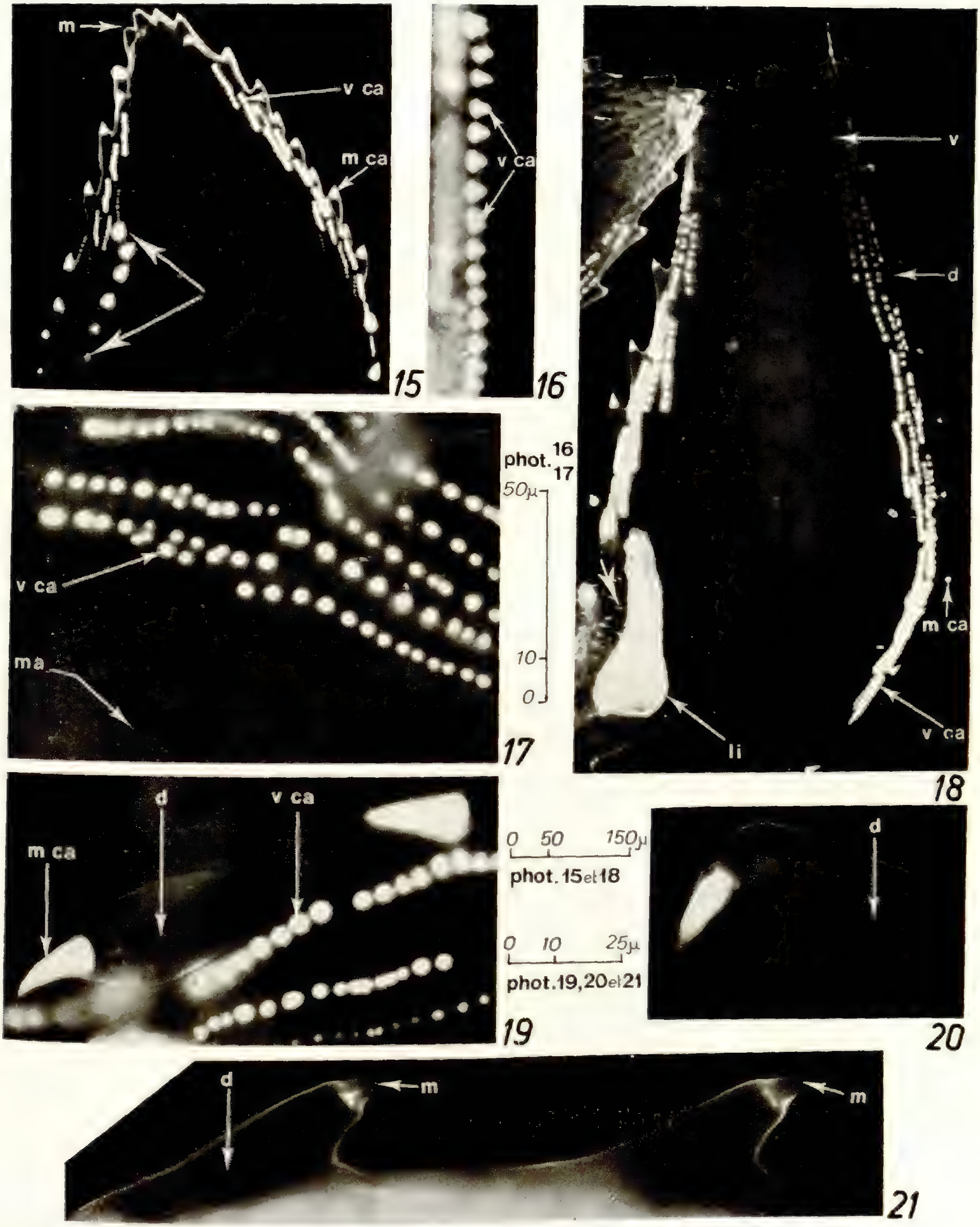

m
v ca
m ca
15
v ca
16
v
d
m ca
v ca
li
18
phot. 16 17
50μ
10
0
v ca
ma
17
d
v ca
m ca
19
0 50 150μ
phot. 15 et 18
0 10 25μ
phot. 19, 20 et 21
d
20
d
m
m
21

PLANCHE VI

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3^{e} sér., n^{o} 201, nov.-déc. 1973,
Botanique 13 : 185-208.

Achevé d'imprimer le 15 juin 1974.

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 006 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

Paris

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

botanique

14

N° 201 NOVEMBRE - DÉCEMBRE 1973

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr. M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1975

Abonnement général : France, 360 F ; Étranger, 396 F.

Zoologie : France, 250 F ; Étranger, 275 F.

Sciences de la Terre : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Botanique : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Sciences physico-chimiques : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, n° 201, novembre-décembre 1973, Botanique 14

Mise en place de la silice dans les cellules épidermiques de la feuille d'une Ptéridophyte : *Selaginella kraussiana*

II. Étude ultrastructurale

par D. Robert, J. Laroche, C. Guervin, C. Le Coq et A. Sauvanet *

Résumé. — Après les observations morphologiques, cytochimiques et cytophysiques ayant constitué le thème d'un article précédent, nous avons poursuivi des recherches en microscopie électronique par transmission afin de préciser les modalités de dépôt de la silice dans les parois externes des cellules épidermiques de la feuille de *Selaginella kraussiana*. Au niveau des ornementations, « dents » et « verrues », nous avons mis en évidence des relations étroites existant entre l'évolution du protoplasme et celle consécutive de la paroi. Cette relation caractérise la première phase de silicification des idioblastes. La seconde phase de minéralisation, qui affecte tout l'épiderme, est conforme à celle qui est rencontrée chez de nombreuses autres espèces.

Abstract. — Following the morphological, cytochemical and cytophysical observations which have been the object of a previous paper, we continued with our research in electronic microscopy by transmission in order to specify the modality of the settling of silica in the external walls of the epidermal cells on the leaf of *Selaginella kraussiana*. As regards ornamentations " dents " and " verrues ", we have made evident the close relations existing between the evolution of the protoplasma and the consecutive evolution of the wall. This relation characterizes the first phase of mineralisation in idioblasts. The second phase of silicification which concerns the whole epiderm is similar to the one which appears in several other species.

Dans une publication précédente [**14**] nous avons rendu compte de la distribution de la silice sur le limbe foliaire de *Selaginella kraussiana*, décrit les stades successifs de la mise en place de ce dépôt minéral et insisté sur le fait que la silice, quoique tapissant la totalité de la surface foliaire, présente des sites préférentiels de dépôt dans les portions marginales au niveau de « verrues » et de « dents ». Chez ces verrues et dents, primitivement callosiques, nous avons, par des techniques cytochimique et cytophysique, suivi la substitution progressive de la silice à la callose.

Nous rapportons dans cette note les résultats d'études entreprises, en microscopie

* C. Le Coq, C. Guervin, *Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Biologie végétale appliquée, 61, rue de Buffon, 75005 Paris.*

D. Robert, J. Laroche, A. Sauvanet, *Faculté des Sciences, Laboratoire de Biologie végétale, 12, rue Cuvier, 75005 Paris.*

électronique par transmission, sur les processus de silicification des cellules épidermiques et plus particulièrement de celles porteuses de verrues et de dents.

Matériel et techniques

Sur des individus de *S. kraussiana* ont été prélevées des microphylles situées dans le bourgeon et le long de la tige.

Pour les investigations en microscopie électronique par transmission, les feuilles furent fixées :

— soit au tétroxyde d'osmium à 1 % dans le tampon selon Palade (pH = 7,2) ;

— soit au glutaraldéhyde dans le tampon cacodylate de sodium (pH = 7,2) et post-fixées au tétroxyde d'osmium dans le même tampon.

Dans les deux cas, les échantillons, après déshydratation par l'éthanol et imprégnation par l'oxyde de propylène, ont été progressivement inclus dans l'Epon, milieu d'inclusion particulièrement favorable en raison de la possibilité qu'il offre d' « adapter » son degré de dureté à celui de l'échantillon. Les coupes ultra-fines, obtenues avec un microtome Reichert OMU 2, ont été contrastées par l'acétate d'uranyle puis le citrate de plomb selon Venable et Goggeshall [**28**].

Afin de vérifier que certains éléments opaques aux électrons correspondaient bien à de la silice et non à des dépôts de métaux lourds, des spécimens témoins furent soumis au seul traitement prolongé de fixation par le glutaraldéhyde et observés sans contrastant.

Les observations ont été effectuées à l'aide d'un microscope électronique Siemens Elmiskop I.

Résultats

Alors que sur la face foliaire adaxiale plusieurs types de dépôts siliceux coexistent, sur la face adaxiale il ne s'en trouve qu'un seul. Une discrimination s'impose entre les dents marginales, les verrues sub-marginales et le recouvrement siliceux du reste du limbe.

1. Dépôts siliceux au niveau des ornementations épidermiques de la face adaxiale

a — *Les verrues*

En raison de leur taille, de leur nombre élevé et de leur situation topographique définie, les verrues constituent un matériel très favorable à l'étude des phénomènes de silicification en microscopie électronique. Nous leur avons donc octroyé une grande importance. Chez la troisième feuille à partir de l'apex, qui correspond à l'état le plus jeune que nous avons retenu, la paroi squelettique externe (fig. 1) des cellules épidermiques porteuses de verrues se singularise déjà par la présence d'épaississements lenticulaires (fig. 1, Ca) fort importants. La paroi pecto-cellulosique (fig. 1, Pc_1), d'épaisseur constante (0,5 μ) entre ces formations, s'amincit peu à peu au point de se résoudre en une couche très fine à leur sommet (fig. 1, flèche). L'épaississement lui-même consiste en une substance d'appa-

rence homogène, très peu opaque aux électrons, la callose (fig. 1, Ca), comme les examens en fluorescence l'ont prouvé [**14**].

La callose déposée dans la paroi ne semble pas affecter la cuticule (fig. 1, Cu) dont l'aspect et l'épaisseur (0,1 μ) restent constants. Le cytoplasme, limité par un plasmalemme épousant étroitement le contour de l'épaississement, révèle un appareil vacuolaire optiquement vide constitué de plusieurs éléments (fig. 1, v) d'importance inégale.

Chez une feuille légèrement plus âgée (d'ordre 4 ou 5), chaque épaississement callosique (fig. 2, Ca), toujours ourlé d'une cuticule, s'est accru sensiblement ; il fait alors saillie à la surface. Dès lors, la morphologie définitive de la verrue est acquise. La partie pectocellulosique de la paroi (fig. 2, Pc_1) conserve les mêmes caractéristiques que précédemment ; toutefois, elle devient si ténue qu'il est difficile de la caractériser à l'apex de l'ornementation (fig. 2, flèche double). Au sein du cytoplasme, le système vacuolaire, développé en un élément unique de taille considérable (fig. 2, v), présente, dans la partie basale, de fins précipités d'aspect fibrillaire (fig. 2, Pf), agencés en une manière de réseau et ponctués, çà et là, de petits nodules opaques aux électrons (fig. 4, flèches).

A cette phase de l'évolution, le noyau et les chloroplastes ont une forme, des dimensions et une localisation en tous points semblables à celles de ces mêmes organites dans les autres cellules épidermiques. Le cytoplasme consiste en une couche pariétale par suite de l'hypertrophie vacuolaire ; il offre alors un aspect spécifique comparé à celui des cellules immédiatement contiguës (fig. 2). Il tranche en effet par sa plus grande opacité aux électrons, la dilatation bien visible de certaines nappes de son réticulum endoplasmique (fig. 3, Re), enfin son décollement de la paroi squelettique qui libère un espace libre où l'on distingue des formations vésiculaires (fig. 2, flèches simples). Doit-on voir dans ce décollement, limité à la périphérie de la lentille callosique et à la seule paroi externe, la conséquence d'un artefact ? Le fait qu'à ce stade il ne soit observable que chez les cellules se distinguant par une importante opacification du cytoplasme et une forte dilatation réticulaire semble concrétiser une activité physiologique particulière.

Par la suite, nous nous intéresserons plus spécialement aux modifications affectant la paroi et le contenu vacuolaire.

Prenons d'abord le cas d'une verrue dont l'évolution est plus avancée (fig. 5). Par comparaison avec la *précédente* (fig. 2), nous relevons trois différences essentielles :

1) Une couche néoformée d'un matériel non callosique, que ses affinités tinctoriales et son aspect apparentent à de la cellulose, est déposée entre le plasmalemme et la lentille callosique (fig. 5, Pc_2). Cette couche contribue à la régularisation du contour de la face interne de la paroi au niveau de la verrue. Il n'est pas exclu que les formations vésiculaires, précédemment signalées (fig. 2, flèche simple), soient en rapport avec cette nouvelle élaboration de paroi.

2) Un matériel granuleux et opaque aux électrons borde l'extérieur de la lentille callosique (fig. 5, flèches simples) ; il forme, à la base de cette dernière, en position immédiatement sus-jacente à la couche néoformée (fig. 5, Pc_2), deux plages marginales représentant la section d'un bourrelet annulaire (fig. 5, flèches doubles). Ce matériel correspond-il à la première forme d'expression de la silice au sein de la callose ou bien objective-t-il un remaniement des polysaccharides préludant au dépôt de silice ?

3) Les précipités vacuolaires croissent en importance ; simultanément, leur aspect fibrillaire s'estompe et les mailles du réseau qu'ils dessinaient se resserrent, deux faits qui tendent à dissimuler les nodules opaques bien visibles antérieurement. Ces précipités, initialement localisés dans la partie basale, envahissent peu à peu toute la vacuole.

Peu de temps sépare cet état du suivant (fig. 6 et 7) où les deux plages marginales bordant le dépôt callosique (fig. 6 et 7, Ca) se sont enrichies en matériel de plus en plus opaque : la silice (fig. 6 et 7, Si). A la base de l'ornementation apparaît une stratification due à une succession de stries fines plus ou moins riches en matériel opaque (fig. 7). Simultanément dans la vacuole (fig. 6 et 7, v), les précipités sont de plus en plus denses (fig. 6 et 7, Pf) ; c'est le moment où ils se raréfient dans la partie basale et se concentrent au pôle opposé contre le tonoplaste (fig. 6, flèche) qu'ils bordent bientôt d'une couche épaisse très opaque aux électrons (fig. 7). Leur aspect est encore moins fibrillaire et on ne trouve plus trace de réseau.

Au terme de leur accumulation maximale, les précipités vacuolaires disparaissent peu à peu et leur régression accompagne un complet remaniement de la lentille callosique de l'ornementation ; la substitution progressive de la silice à la callose (fig. 8 et 9) s'effectue selon une direction centripète. Ce phénomène, quoique rapide, peut être suivi aussi bien sur des sections pratiquées à niveau constant dans des feuilles d'âge croissant que sur des coupes effectuées à des niveaux de plus en plus proches de l'apex d'une feuille encore jeune.

Il en résulte bientôt (fig. 10) sous la cuticule (fig. 10, Cu), dont les caractères sont demeurés semblables, la présence d'un dépôt siliceux (fig. 10, Si) très dense et homogène, parfaitement opaque aux électrons, aucune trace de callose n'y subsistant. Dans la vacuole (fig. 10, V), les précipités ont alors pratiquement disparu et le contenu retrouve sa transparence initiale aux électrons. La rareté des images intermédiaires entre celles reflétant une forte densité de précipités au sein de la vacuole et celles où cette dernière est transparente atteste la rapidité du phénomène, rapidité qui caractérise également la substitution de la silice à la callose ; il nous paraît évident que les deux phénomènes sont en liaison étroite.

Au cours de cette dernière phase d'évolution, plusieurs faits méritent d'être soulignés à propos du cytoplasme :

— la diminution sensible de sa densité ;

— l'apparition de vésicules dont la taille croît avec le vieillissement (fig. 9 et 10, Ve) ;

— la rétraction légère, mais bien perceptible, qui ménage à nouveau un espace libre entre le plasmalemme et la paroi (fig. 10) ;

— l'existence de dépôts opaques flanquant le plasmalemme (fig. 9, flèches) ou s'accumulant au niveau de sites sans doute préférentiels (fig. 10, flèches), ces dépôts étant toujours situés à proximité immédiate de la verrue minéralisée.

La minéralisation dans les portions de paroi jouxtant le granule n'est pas commencée. Correspondant à la silicification de l'ensemble de l'épiderme, nous l'envisagerons dans le cadre de cette dernière.

b — *Les dents*

Suivons les étapes conduisant à la minéralisation du mucron et de sa cellule porteuse.

Initialement callosique (fig. 12, Ca), le mucron (fig. 12 et 13) est l'homologue de la lentille callosique d'une verrue. Dans un premier temps, la silice s'accumule dans la partie basale, puis gagne rapidement la partie terminale en constituant un fourreau à la callose (fig. 13, flèches). Elle se substitue ensuite à cette dernière selon une progression centripète pour donner naissance à une sorte d'aiguille purement minérale recouverte du manchon cuticulaire. A la taille et à la forme près, le mucron présente donc un comportement en tous points similaire à celui d'une verrue.

La cellule porteuse (fig. 11) est de grande taille et peut atteindre, voire dépasser, 40 μ de longueur. Noyau et choloroplastes sont situés dans la portion la plus basale ; le cytoplasme, réduit à une couche périphérique riche en organites (fig. 13, m et g), est creusé d'une importante vacuole axiale (fig. 11, v). Dans cette dernière, très tôt, comme dans les cellules porteuses de verrues, des précipités opaques aux électrons (fig. 11, Pf) peuvent être observés. Pendant la silicification du mucron, la paroi squelettique conserve une épaisseur sensiblement égale et constante (0,6 à 0,7 μ) et l'on n'y relève jamais l'existence de dépôt callosique.

Lorsque la minéralisation du mucron est achevée, on est frappé par la grande similitude d'aspect du cytoplasme de ces cellules avec celui des cellules porteuses de verrues minéralisées, notamment la localisation de plages opaques aux électrons.

2. Silicification générale de l'épiderme

Le début de cette phase suit la fin de la minéralisation des mucrons et des verrues. Les cellules porteuses de ces formations sont concernées par ce phénomène au même titre que les autres.

Son déroulement est progressif et l'examen d'un cliché tel que celui de la figure 14 permet d'en saisir le mécanisme. Dans la paroi, on assiste à une opacification des dépôts depuis la région voisine du plasmalemme (fig. 14, Pl) jusqu'à la zone sous-cuticulaire ; ainsi, on suit un gradient croissant de silicium (fig. 14, Si). Cette observation indique que le matériel opaque, dispersé à proximité du cytoplasme, se condense peu à peu au cours de sa migration au sein de la paroi. A aucun moment, le système vacuolaire (fig. 14, v) ne révèle de précipités semblables à ceux qui caractérisaient le début de la minéralisation des mucrons et des verrues chez les idioblastes.

Cette imprégnation diffère donc de celle rencontrée au niveau des verrues et des mucrons. A la succession callose-silice s'oppose ici le dépôt direct du minéral. Cette silicification très lente conduit à la formation d'un encroûtement continu, homogène, d'épaisseur constante sauf dans les zones de séparation de deux cellules contiguës où il est nettement plus important (fig. 16, flèche simple). L'accumulation minérale se poursuivant, cet encroûtement deviendra essentiellement sous-cuticulaire et constituera ainsi une carapace séparée du cytoplasme par la partie de la paroi cellulosique qui est peu ou pas minéralisée. Il affecte toutes les cellules épidermiques des deux faces foliaires, à l'exception de celles porteuses de mucrons et de verrues (fig. 15) chez lesquelles il se produit sous les dépôts de silice antérieurement mis en place (fig. 15, C_2).

De plus, les cellules porteuses de mucron se singularisent :

— par le fait que cette phase de minéralisation générale débute antérieurement à celle qui a lieu chez les autres cellules épidermiques ;

— par l'inégale répartition de l'élément silicium, la face orientée vers l'extérieur de la feuille étant fortement encroûtée, celle tournée vers le limbe n'en présentant qu'une fine pellicule, enserrée entre la cuticule et la paroi cellulosique (fig. 17 et 19).

La face interne de la feuille (fig. 20, In) diffère de l'externe (fig. 20, Ex) par la présence d'épaississements cuticulaires (fig. 20, flèches) : mamelons observés sur le limbe. A leur niveau (fig. 18), la couche opaque aux électrons (fig. 18, flèche simple), séparant la cuticule (fig. 18, Cu) de la paroi cellulosique, tresse un réseau (fig. 18, flèche double). Dans les mailles de ce dernier, à ce moment-là, se trouve une substance d'aspect rappelant celui de la cutine ; cette substance ne réagit pas au test de Thierry [**27**]. Après la dernière phase de minéralisation (fig. 16, flèche double), ces mamelons, demeurés d'opacité constante, apparaissent relativement clairs à l'exemple de la cuticule et tranchent sur le fond siliceux totalement noir.

Discussion

Cette étude, limitée aux organes foliaires de *Selaginella kraussiana*, a révélé que seule la paroi externe des cellules épidermiques recélait un dépôt siliceux.

Deux types de cellules épidermiques, localisés dans la partie marginale de la feuille, se distinguent des autres par la présence d'excroissances de forme caractéristique que nous avons nommées, après Waterkeyn et Bienfait [**29**], verrues et dents. Ces ornementations, très vite silicifiées, sont portées par des cellules particulières ou idioblastes.

Dans ces cellules spécialisées, à un premier temps de silicification qui leur est spécifique, succède un second qui, lui, affecte de plus la totalité de l'épiderme.

La silicification chez les plantes est complexe et difficile à suivre, d'une part en raison de la rapidité de son déroulement, d'autre part à cause de son intensité souvent excessive, faits s'opposant à l'application des techniques habituelles. *S. kraussiana* présente le double avantage de posséder des dépôts relativement modestes et d'échelonner sa minéralisation sur un assez long laps de temps. Ces particularités nous ont permis chez les idioblastes de définir cinq phases essentielles avant l'acquisition de l'état définitif de la paroi externe, en précisant toutefois que les quatre premières n'intéressent que leurs ornementations ; on suit par ordre chronologique :

1. une phase pecto-cellulosique ;

2. une phase callosique à la fin de laquelle la morphologie définitive des ornementations est acquise ; déjà mentionnée par Waterkeyn et Bienfait [**29**], elle est très particulière aux idioblastes et constitue, à notre connaissance, un fait original dans le monde végétal [**14**] ;

3. une phase cellulosique entraînant l'isolement de la callose ;

4. une phase de silicification, fort longue et complexe, se subdivisant en deux périodes de durée inégale : la première, où commence la mise en place des éléments minéraux en bordure immédiate de la lentille callosique des verrues et des mucrons des dents, nettement

plus longue que la seconde où l'on assiste à la substitution progressive de la silice à la callose dans ces ornementations ;

5. une nouvelle phase de silicification mais affectant, cette fois, l'ensemble de la paroi au niveau des couches cellulosiques.

La silicification n'est pas simultanée pour tous les idioblastes d'une même feuille. A l'exemple des Graminées, elle débute à l'apex et gagne graduellement les cellules situées en position de plus en plus basale. Une telle progression basipète résulte du mode de développement de la feuille dont la croissance par mérèse s'effectue grâce à l'intense activité cellulaire localisée dans la zone basale [**14**] ; elle « reflète bien le gradient de sénescence basipète » défini par Sangster et Parry [**24**].

Chez la totalité des autres cellules épidermiques, l'évolution se limite à deux temps : l'un de formation d'une couche pecto-cellulosique, l'autre de minéralisation identique et simultanée à la cinquième phase rencontrée chez les idioblastes ; les parois externes sont seules intéressées, ce qui distingue cette espèce d'autres Ptéridophytes telle *Equisetum hyemale* chez qui Kaufman *et al.* [**12**] ont également signalé la présence de ce minéral sur les parois radiales.

Ceci rappelle chez cette plante ce que Sangster [**22, 23**] a rapporté chez les Graminées : les premiers dépôts siliceux des feuilles sont repérables précocement à l'intérieur de grandes cellules spécialisées dans l'élaboration de dépôt, cellules toujours situées à proximité immédiate du système xylémien.

Chez *S. kraussiana*, le début de minéralisation coïncide avec la fin de l'élaboration du matériel organique de la paroi squelettique [**14**] ; de même Frey-Wissling et Mühlethaler [**8**], ainsi que Mehra et Sharma [**17**], ont relevé que les dépôts siliceux sont différés jusqu'à l'achèvement des dépôts cellulosiques.

L'existence de deux phases de minéralisation objective celle de deux types d'activité physiologique consécutifs et différents au sein d'une même catégorie de cellule. En cela, cette plante se rapproche des Graminées chez lesquelles Blackman et Parry [**2**] ont remarqué que les dépôts sous forme atypique n'ont pas lieu en même temps et résultent d'un mécanisme totalement différent de celui qui caractérise les idioblastes.

Est-il possible de lever certaines incertitudes qui entourent le mode de migration de la silice au sein de la cellule épidermique et de comprendre les processus de traversée de la paroi pecto-cellulosique ? Jusqu'ici, en effet, les hypothèses déduites d'observations précises n'ont pas fourni de réponse définitive à cette double question car les modalités de l'excrétion siliceuse varient apparemment d'un groupe à un autre, d'un organisme à un autre du même groupe, voire d'une cellule à une autre d'un même organisme tel que cela se produit d'ailleurs chez *S. kraussiana*.

Prenons l'exemple des Graminées. La silice est déposée entre la paroi squelettique et le plasmalemme des cellules épidermiques banales [**5**] ou au sein même de certaines cellules épidermiques vidées de leur protoplasme [**1**]. Les conceptions émises par Drum [**5**] et Blackman [**1**] divergent d'ailleurs sur le problème de la vitalité des cellules spécialisées dans l'excrétion siliceuse : alors que le premier lie excrétion et cellule vivante, c'est-à-dire qu'il admet le principe d'un phénomène actif, le second assure qu'une dégénérescence totale précède toujours le dépôt. Cette sénescence précoce des idioblastes est attribuée à une déficience en auxine par Osborne [**19**].

Chez les idioblastes de *S. kraussiana*, le dépôt est élaboré par des cellules bien vivantes.

Deux aspects cytologiques différents délimitent la phase active d'excrétion. Le premier, correspondant à l'apparition de précipités vacuolaires, est marqué par une opacification du cytoplasme, une importante dilatation des nappes du réticulum endoplasmique et une légère rétraction cytoplasmique. Le second se situant à la fin de la première phase de l'excrétion minérale, c'est-à-dire lorsque le contenu vacuolaire paraît optiquement vide, est caractérisé par une nouvelle rétraction, la formation de vésicules au sein du cytoplasme et la présence de composés opaques, soit au sein de ce dernier, soit à l'extérieur du plasmalemme. Hors de cette phase d'activité au cours de laquelle se réalise la minéralisation des ornementations, rien, au niveau du cytoplasme, ne permet d'établir une discrimination entre les idioblastes et les autres cellules de l'épiderme. Les cellules d'une telle espèce fournissent-elles des renseignements sur le mode d'excrétion ? La microscopie électronique par transmission a permis d'établir que l'apparition de fibrilles vacuolaires préludait à la minéralisation de la paroi. Celles-ci sont au début peu nombreuses et localisées au pôle basal ; leur nombre croît ensuite et elles occupent progressivement la totalité du contenu vacuolaire ; puis, elles se concentrent en une masse dense contre la portion du tonoplaste tournée vers l'ornementation ; enfin, elles disparaissent. Cette observation se superpose à une autre effectuée au niveau de la paroi où les dépôts minéraux gagnent en importance, concomitamment à la disparition des précipités au sein de la vacuole. Il est manifeste qu'une relation étroite existe entre les dépôts dans la paroi et les précipités vacuolaires.

Quel est ou quels sont les termes de passage entre la vacuole et la paroi ? Faut-il voir dans les granules très denses aux électrons, présents dans le cytoplasme à des stades très précis de l'excrétion (fig. 7, flèches), la matérialisation de la forme de transport de ce minéral ? Ces formations ne présentent aucun caractère permettant de les assimiler à celles décrites par Reimann [**20**] chez les Diatomées ; selon cet auteur, la silice de ces Algues serait enfermée dans de petites vésicules bordées par une membrane organique, très comparable aux membranes plasmiques, que Coombs et Volcani [**3**] appellent silicalemme. L'origine de cette membrane de bordure n'est pas élucidée : est-elle golgienne [**20**] ou provient-elle du plasmalemme [**21**] ? Chez les Plantes Supérieures, Lewin et Reimann [**16**] estiment que les éléments siliceux pourraient, à l'exemple de ce qui a été décrit chez les Diatomées, être véhiculés dans de petites vésicules intracytoplasmiques, limitées par un « silicalemme », avant d'être expulsées à l'extérieur.

Peut-on définir des liens étroits entre le silicium et certains composés organiques ? On sait par exemple que, chez les Éponges siliceuses, les spicules seraient élaborées à l'extérieur d'une matrice organique polysaccharidique selon Drum [**6**], plus certainement protidique [**9**, **15**, **25**, **26**] ; on sait encore que les calculs rénaux du Mouton ne sont élaborés qu'en présence de protides [**18**] et que les dépôts chez les Plantes Supérieures ont lieu sur une trame glucidique.

Chez cette Ptéridophyte, le stockage du silicium s'effectuerait sur une trame polysaccharidique, soit la callose ou ses produits de dégradation, soit la cellulose, s'apparentant par là à ce qui se produit chez les Plantes Supérieures. Aussi, en dépit de la similitude du produit déposé, des substances différentes semblent conditionner le phénomène de minéralisation, laissant ainsi supposer que, contrairement à ce que suggèrent Lewin et Reimann [**16**], les mécanismes d'excrétion sont dissemblables.

Au point de vue biologique, le schème qui suit, bien que spéculatif en partie, rend

compte du cheminement du silicium chez *S. kraussiana*. Véhiculé dans la sève brute à l'état de silicate soluble, il traverserait le plasmalemme du pôle basal de la cellule, puis, parvenu dans la vacuole, s'associerait probablement avec des protéines pour former des complexes concrétisés, lors de la fixation, par les précipités fibrillaires ; de là, il passerait à nouveau dans le cytoplasme et, après la traversée du plasmalemme du pôle cellulaire apical, serait stocké dans la paroi sur une trame polysaccharidique. Selon nous, seul le passage à travers la paroi externe serait de type passif, lié au courant d'évaporation, donc au flux d'eau. Notre conclusion ainsi formulée se rapproche de celles présentées par Frey-Wyssling [**7**] et Blackman [**1**] et s'éloigne du schème de Reimann, Lewin et Volcani [**21**].

Du point de vue chimique, les étapes conduisant à la condensation du minéral pourraient être identiques à celles que Blackman [**1**] et l'un de nous [**13**] ont énoncées pour d'autres plantes. Elles consisteraient en la succession :

Solution d'acide silicique → sol → gel.

Le passage de l'état de solution vraie à celui de sol peut être dû à un simple abaissement de la valeur du pH et non à des réactions de type enzymatique [**10**]. Iler [**11**] obtient un tel résultat *in vitro* ; mais, c'est à Sangster [**22, 23**] que revient le mérite d'avoir montré que les acides aminés, aussi bien que les autres substances organiques colloïdales, peuvent précipiter les solutions d'acide silicique. La présence des formations fibrillaires au sein de la vacuole, caractéristiques de la phase chez les idioblastes de *S. kraussiana*, semble en accord avec ces faits. La transformation du sol en gel serait de type purement physique et consisterait en une déshydratation d'autant plus poussée que l'on s'adresserait à des strates plus périphériques.

Ce travail a montré que la silicification chez une Ptéridophyte, *Selaginella kraussiana*, qui n'était pas renommée jusqu'ici pour sa richesse en silice, résulterait de mécanismes complexes, progressifs et s'étalant sur un temps assez long. Il débouche sur certains problèmes biologiques que nous nous attachons dès maintenant à résoudre : mise en place des dépôts callosiques précédant la minéralisation, lien existant entre les phénomènes de transpiration et la silicification, signification et rôle métabolique du silicium chez cette plante.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. Blackman, E., 1969. — Observations on the development of the silica cells of the leaf sheath of wheat (*Triticum aestivum*). *Can. J. Bot.*, **47** : 827-838.
2. Blackman, E., et D. V. Parry, 1968. — Opaline silica deposition in rye (*Secale cereale* L.). *Ann. Bot.*, **32** : 199-206.
3. Coombs, J., et B. E. Volcani, 1968. — Studies on the biochemistry and fine structure of silica-shell formation in Diatoms. Chemical silicon induced by metabolic transients in *Navicula pelliculosa*. *Planta*, Berlin, **80** : 264-279.
4. Coombs, J., et B. E. Volcani, 1968. — Studies on the biochemistry and fine structure of silica-shell formation in Diatoms-Chemical changes in the wall of *Navicula pelliculosa* during its formation. *Planta*, Berlin, **82** : 280-292.

5. Drum, R. W., 1968. — Electron microscopy of opaline phytoliths in *Phragmites* and other Graminae. *Am. J. Bot.*, **55** : 713.

6. — 1968. — Electron microscopy of siliceous spicules from the freshwater sponge *Heteromyenia. J. Ultrastruct. Res.*, **22** : 12-21.

7. Frey-Wyssling, A., 1930. — Über die Ausscheidung der Kielselsäure in den Pflanzen. *Ber. dt. bot. Ges.*, **48** : 179-183.

8. Frey-Wyssling, A., et K. Mühlethaler, 1965. — Ultrastructural plant cytology. 377 p., Elsevier Publ., Amsterdam.

9. Garrone, R., 1969. — Collagène, spongine et squelette minéral chez l'éponge *Haliclona rosea* (O. S.). *J. Microsc.*, **8** : 581-598.

10. Holt, P., 1956. — Pneumoconiensis, 268 p., Edward Arnold Ed., London.

11. Iler, R. K., 1955. — The colloid chemistry of silica and silicates. 310 p., Cornell Univ. Press, Ithaca New-York.

12. Kaufman, P. B., W. C. Bigelow, R. Schmid et N. S. Ghoshen, 1971. — Electron microprobe analysis of silica in epidermal cells of *Equisetum. Am. J. Bot.*, **58** : 309-316.

13. Laroche, J., 1968. — Contribution à l'étude de l'*Equisetum arvense* L. III — Recherches sur la nature et la localisation de la silice chez le sporophyte. *Revue gén. Bot.*, **75** : 65-115.

14. Le Coq, C., C. Guervin, J. Laroche et D. Robert, 1973. — Mise en place de la silice dans les cellules épidermiques de la feuille d'une Ptéridophyte : *Selaginella kraussiana*. I. Données fournies par la microscopie électronique à balayage, la microscopie de fluorescence et la microanalyse par sonde électronique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 200, Botanique 13 : 185-208.

15. Levi, C., 1963. — Scléroblastes et spiculogenèse chez une éponge siliceuse. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **256** : 497-498.

16. Lewin, J. C., et B. E. F. Reimann, 1969. — Silicon and plant growth. *A. Rev. Pl. Physiol.*, **20** : 289-304.

17. Mehra, P., et O. Sharma, 1965. — Epidermal silica cells in the cyperaceae. *Bot. Gaz.*, **126** : 53-58.

18. Nottle, M., 1966. — Diurnal and daily changes in the excretion of urinary silica by Merino sheep. *Aus. J. agr. Res.*, **17** : 183-189.

19. Osborne, D., 1963. — Hormonal control of plant death. *Discovery*, **1** : 31-35.

20. Reimann, B. E. F., 1964. — Deposition of silica inside a diatom cell. *Expl. Cell Res.*, **34** : 605-608.

21. Reimann, B. E. F., J. C. Lewin et B. E. Volcani, 1966. — Studies on the biochemistry and fine structure of silica shell formation in Diatoms. II. The structure of the cell wall of *Navicula pelliculosa* (Bréb.) Hilse. *J. Phycol.*, **2** : 74-84.

22. Sangster, A. G., 1970. — Intracellular silica deposition in immature leaves in three species of the Gramineae. *Ann. Bot.*, **34** : 245-257.

23. — 1970. — Intracellular silica deposition in mature and senescent leaves of *Sieglingia decumbens* L. (Bernh.). *Ann. Bot.*, **34** : 557-570.

24. Sangster, A. G., et D. W. Parry, 1969. — Some factors in relation to bulliform cell silicification in the grass leaf. *Ann. Bot.*, **33** : 315-323.

25. Schwab, D. W., et R. E. Shore, 1971. — Fine structure and composition of siliceous sponge spicule. *Biol. Bull.*, **140** : 125-136.

26. Schwab, D. W., et R. E. Shore, 1971. — Mechanism of internal stratification of siliceous sponge spicules. *Nature*, **232** : 501-502.

27. Thiery, J. P., 1967. — Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. *J. Microsc.*, Paris, **6** : 987-1018.

28. Venable, J. H., et R. Goggeshall, 1965. — Simplified lead citrate stain for use in electron microscopy. *J. biophys. biochem. Cytol.*, **25** : 407-408.

29. Waterkeyn, L., et A. Bienfait, 1967. — Les émergences callosiques et silicifiées des feuilles de Sélaginelles. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **264** : 1608-1611.

Manuscrit déposé le 25 septembre 1973.

PLANCHE I

Fig. 1. — Coupe longitudinale d'une cellule porteuse de verrues. Lentilles callosiques (Ca) disposées sous la cuticule (Cu). Noter la réduction progressive de la paroi pecto-cellulosique (Pc_1) au niveau des épaississements. Dans le cytoplasme, présence de nombreuses vacuoles (v) de taille inégale (G × 21500).

Fig. 2. — Coupe transversale d'une cellule porteuse de verrues. Stade callosique plus avancé, caractérisé par la présence d'une vacuole unique et volumineuse (v).

L'épaississement callosique (Ca), bien reconnaissable sous la paroi pecto-cellulosique (Pc_1), atteint son développement maximum et donne à la verrue sa morphologie définitive. On remarque : une rétraction du protoplasme particulièrement importante dans les parties marginales du dépôt callosique (flèches simples), une opacification du cytoplasme et simultanément une dilatation de certaines nappes du réticulum endoplasmique (Re), enfin l'apparition au sein de la vacuole de précipités fibrillaires (Pf) ; ces faits différencient ce type cellulaire épidermique des autres. La double flèche indique la réduction de Pc_1 dans la partie apicale de la verrue (G × 8000).

Fig. 3. — Détail de la dilatation d'une nappe du réticulum endoplasmique (Re) (G × 14000).

Fig. 4. — Détail des précipités vacuolaires ; noter la présence de petits nodules opaques aux électrons (flèches) sur le fin réseau de fibrilles (G × 14000).

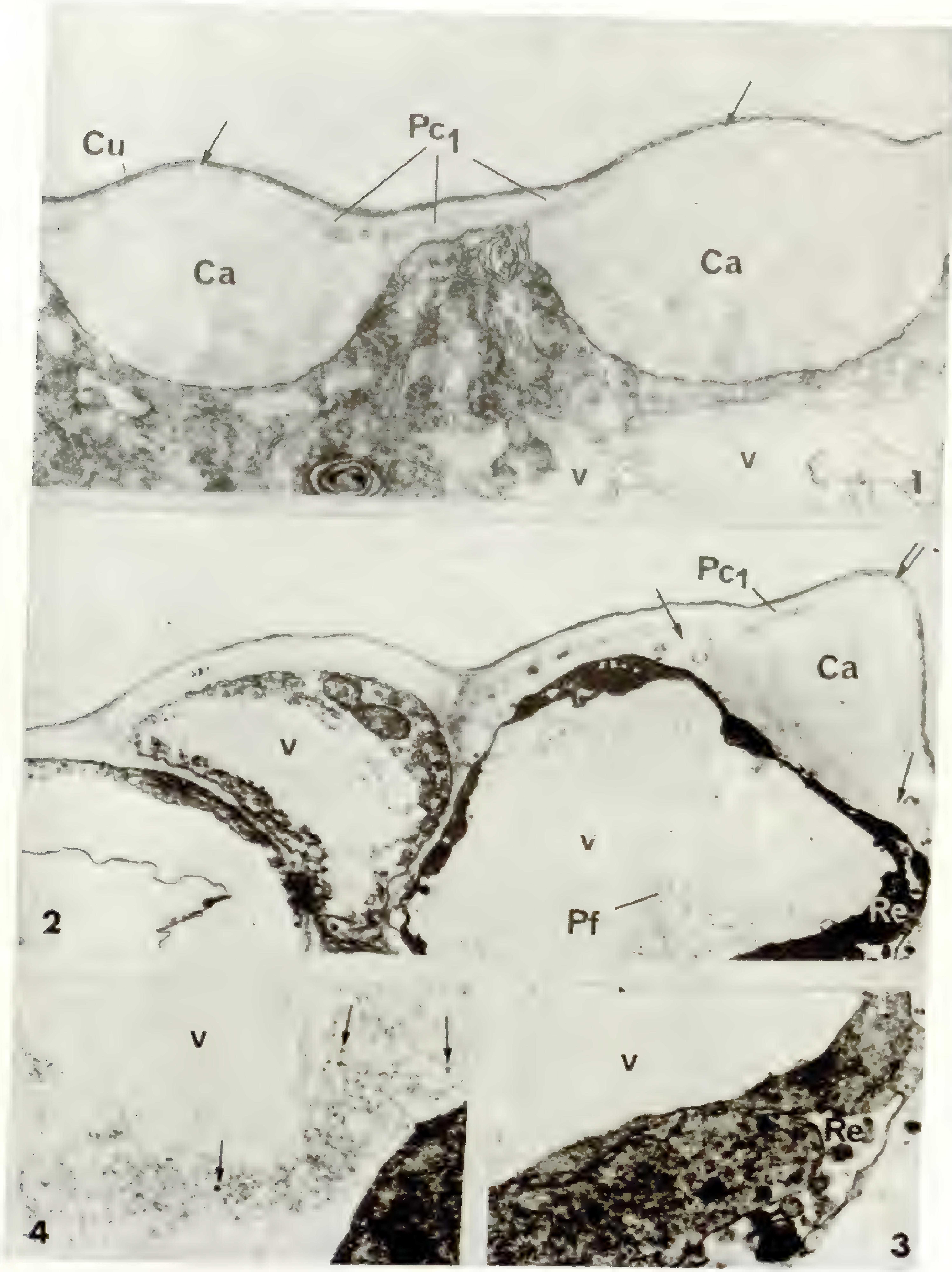


PLANCHE I

PLANCHE II

Fig. 5. — Aspect ultrastructural d'un idioblaste porteur d'une verrue en fin de sécrétion polysaccharidique.

Sous la lentille callosique (Ca), bien reconnaissable par sa faible opacité aux électrons, est disposée une nouvelle formation de paroi (Pc_2). Remarquer qu'un matériel relativement plus opaque ourle la lentille (flèches simples) et forme à sa base deux plages plus importantes (flèches doubles). La cuticule (Cu) conserve les mêmes caractères. Dans le cytoplasme, étroitement appliqué contre la paroi, on reconnaît des mitochondries (m) et des chloroplastes (P). Les précipités, toujours d'aspect fibrillaire mais devenus plus denses, occupent la totalité du contenu vacuolaire (v) (G × 22500).

Fig. 6. — Stade où la silice (Si) est caractérisable dans la paroi de la verrue. Sa localisation se superpose exactement à celle du matériel plus opaque décrit dans la fig. 5. Elle revêt un aspect granulaire. Dans la paroi, à la base de la lentille callosique (Ca) apparaît une légère striation. Dans la vacuole (v), les précipités (Pf), dont l'importance n'a cessé de croître, sont désormais localisés contre la portion du tonoplaste (flèche) orientée vers l'extérieur (G × 19500).

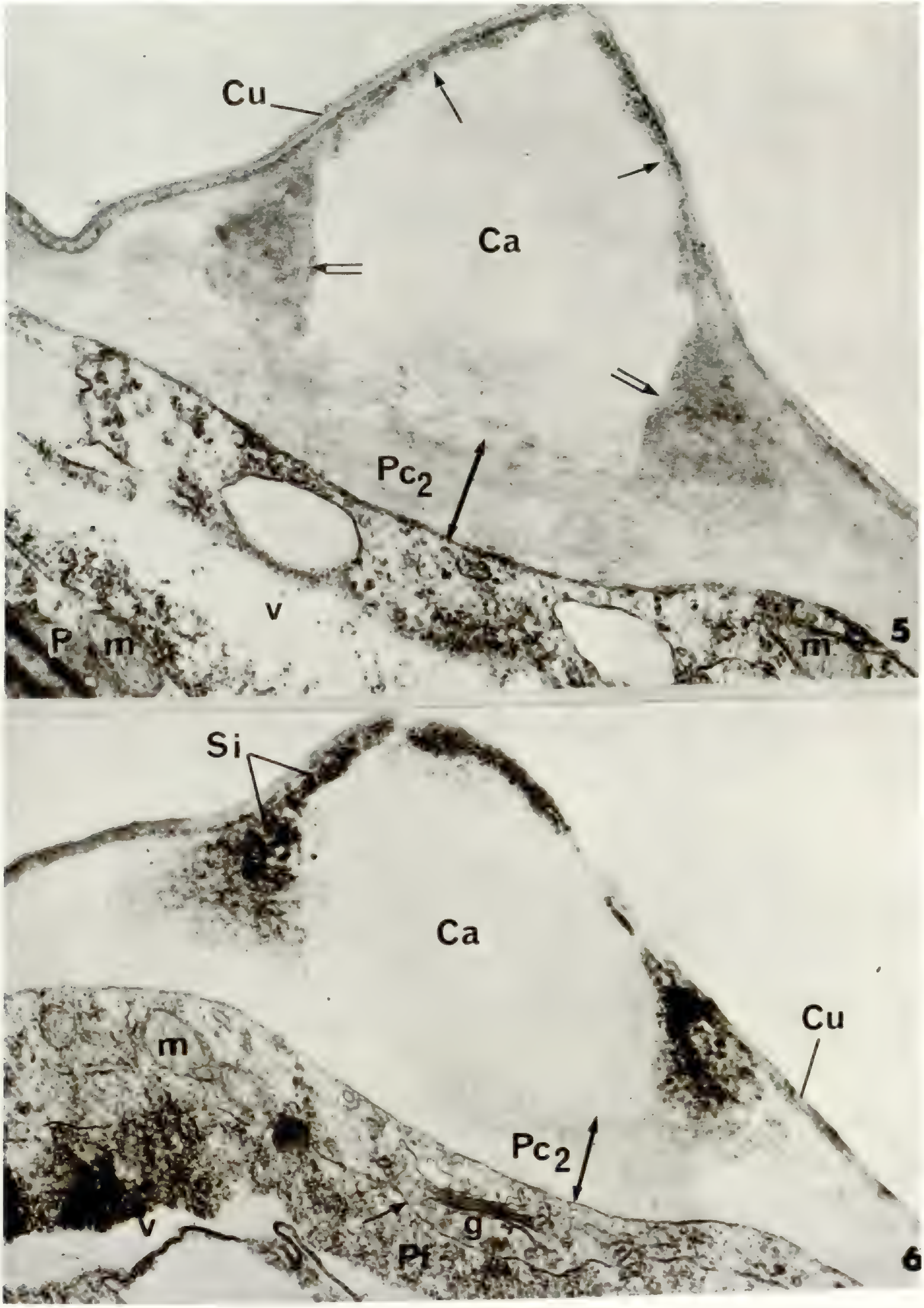


PLANCHE II

PLANCHE III

Fig. 7. — Les faits présentés sur la photographie précédente (fig. 6) sont nettement plus accusés. La striation de la paroi devient bien visible et la silice (Si), plus dense, est en quantité plus importante. Dans la vacuole (v) les précipités (Pf), hormis leur densité légèrement accrue, ont conservé les caractères précédents. Dans le cytoplasme, il faut noter la présence de concentrations locales de granules opaques aux électrons (flèches) qui pourraient correspondre à une forme de migration de la silice de la vacuole à la paroi (G × 24000).

Fig. 8. — Coupe d'une verrue chez un échantillon fixé par le seul glutaraldéhyde. Deux faits sont mis en évidence sur ce cliché : le matériel opaque aux électrons correspond bien à la silice ; la minéralisation, précédemment localisée à la périphérie de la verrue, gagne la partie centrale par substitution de la silice à la callose (G × 13000).

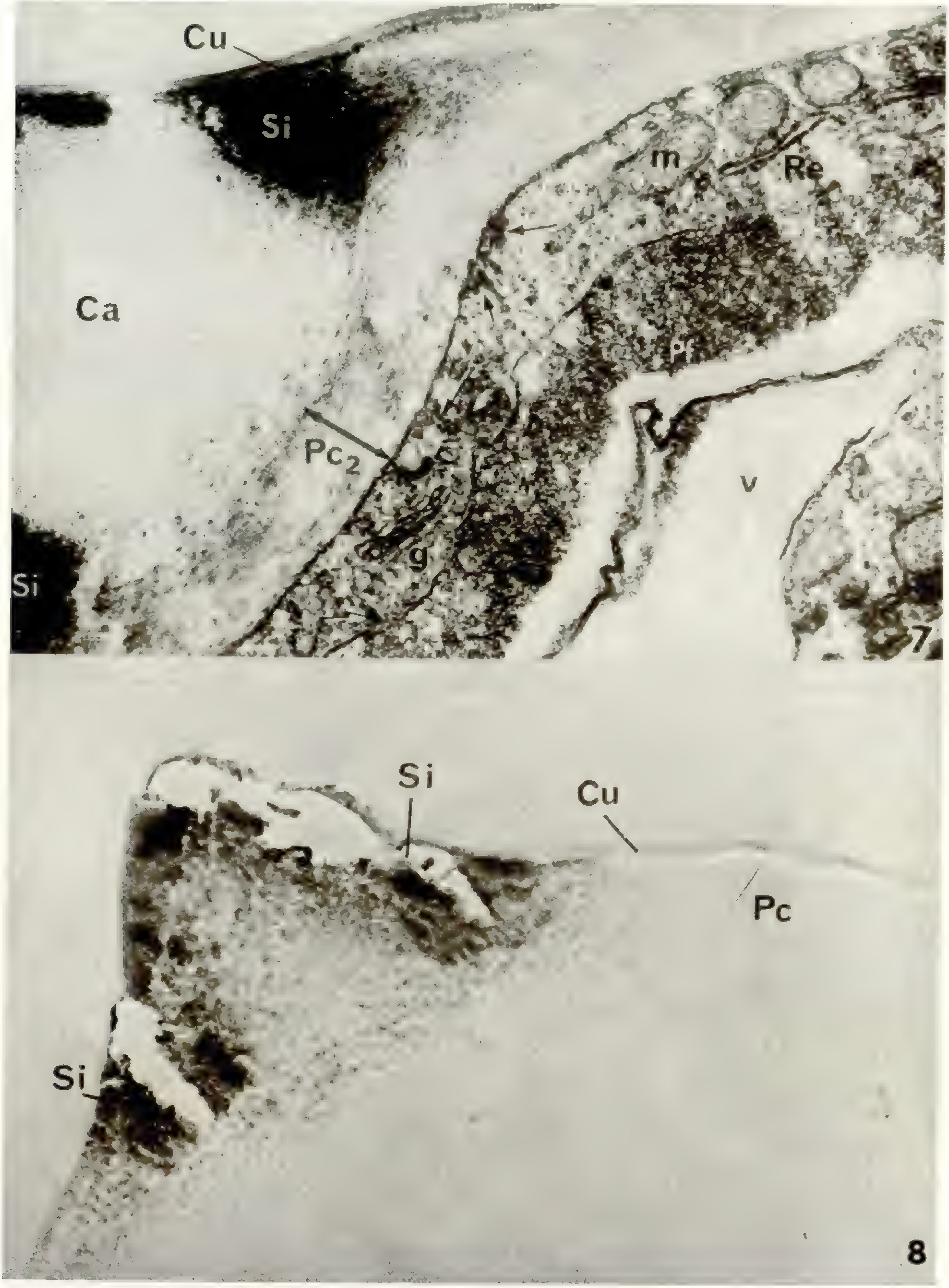


PLANCHE III

PLANCHE IV

Fig. 9 et 10. — Deux stades successifs de la fin de la minéralisation de la verrue ; ils montrent l'encroûtement minéral et simultanément la disparition complète du matériel callosique.

On ne trouve plus trace de précipités dans la vacuole (v) ; par contre, au niveau du plasmalemme (fig. 9, flèches) ou dans le cytoplasme (fig. 10, flèches), on observe des plages homogènes très opaques aux électrons. Au sein du hyaloplasme, à nouveau légèrement rétracté, on trouve de nombreuses vésicules (Ve) (fig. 9, G × 32000 ; fig. 10, G × 19000).

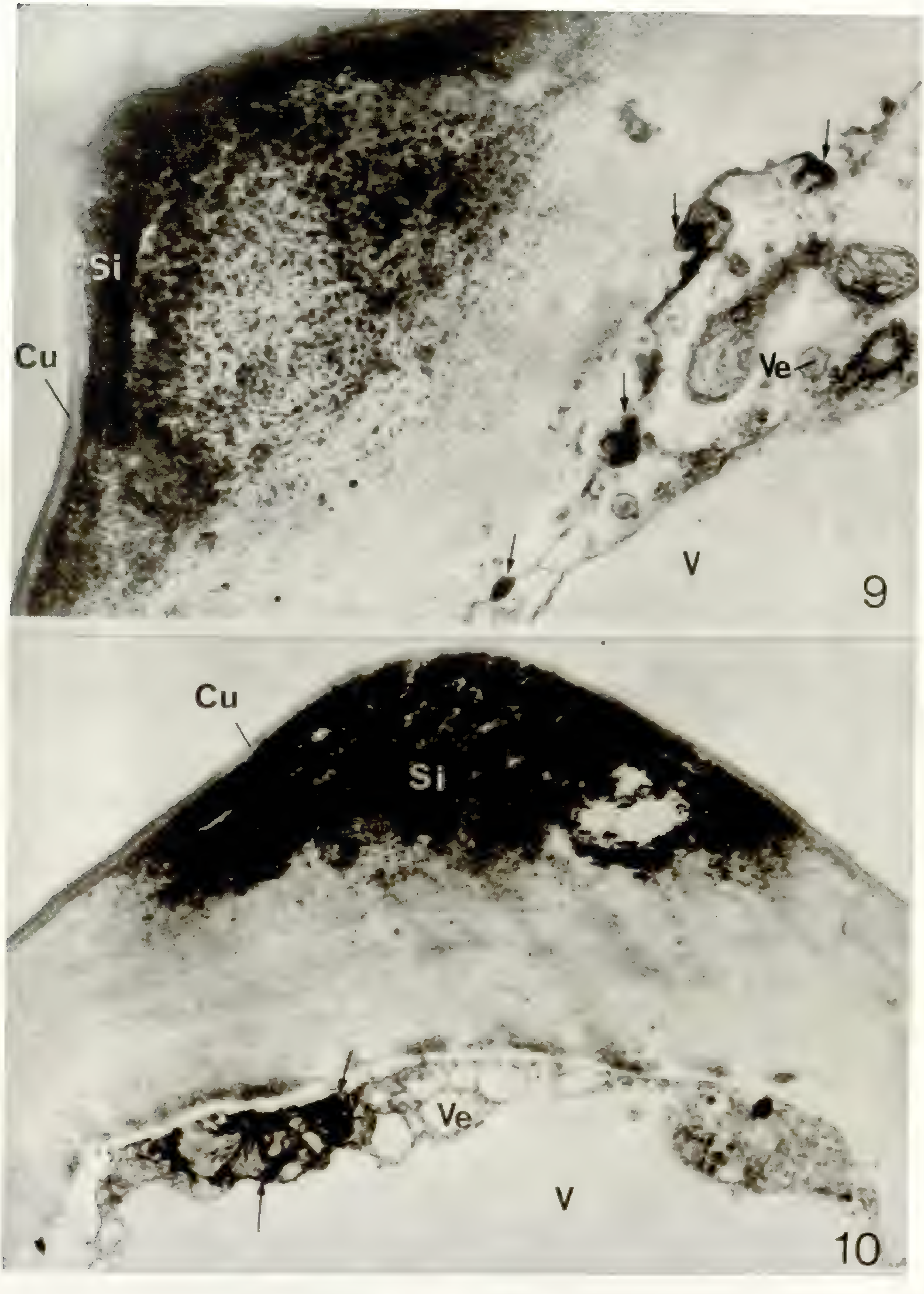


PLANCHE IV

PLANCHE V

Fig. 11. — Coupe longitudinale d'une cellule porteuse d'un mucron en cours de silicification. On y reconnaît un cytoplasme riche en organites (g, m) limitant une très grande vacuole (v) axiale où se trouvent des précipités (Pf). Dans la paroi externe de la cellule (Pce), celle à proximité du mucron, les premiers précipités de silice s'accumulent sous la cuticule. (La flèche précise la disposition du limbe ; G × 10500.)

Fig. 12. — Coupe longitudinale d'un mucron callosique en cours d'édification. Remarquer son rétrécissement à la base (flèche) dû à un épaississement de la paroi cellulosique (Pc). La barre noire visible au milieu du mucron correspond à un tassement du matériel lors de la confection des coupes (G × 20000).

Fig. 13. — Coupe longitudinale d'une dent complète à un stade plus avancé que celui de la fig. 12. Le mucron terminal qui nous intéresse ici est constitué de callose (Ca) ; cette substance est limitée, tant en périphérie, au contact direct avec la cuticule, qu'à la base, par un matériel plus opaque aux électrons (flèches) : la silice. Ce stade de minéralisation de la dent est comparable à celui d'une verrue illustré sur la fig. 7(G × 9500).

Fig. 14. — Partie externe d'une cellule épidermique de la face adaxiale en cours de minéralisation. On y suit une concentration minérale croissante de l'intérieur vers la périphérie (flèche) avec un maximum de dépôt (Si) au contact de la cuticule (Cu). On constate en outre que toute la surface est affectée de façon rigoureusement uniforme. Dans la vacuole (V), aucun précipité n'est perceptible (G × 23000).

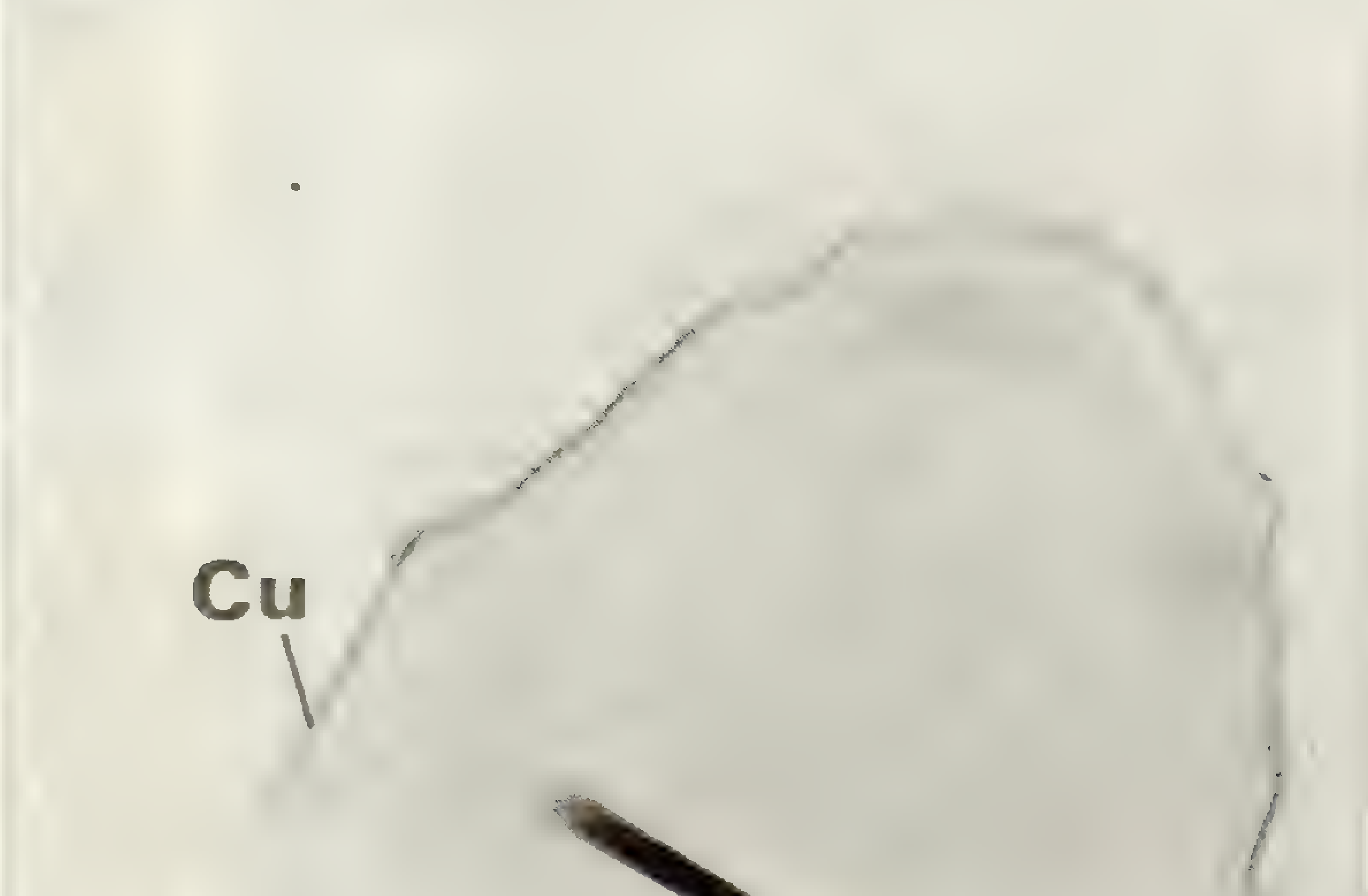


PLANCHE V

PLANCHE VI

Fig. 15. — Aspect d'une verrue après la seconde phase de minéralisation. La silice très dense à son niveau, déposée lors de la première phase, a été partiellement arrachée lors de la confection des coupes (flèches). En position plus interne se trouve la couche continue (C_2) correspondant à la seconde phase de silicification. Son aspect ajouré est imputable à la dureté moindre du second dépôt. A un tel stade âgé, le cytoplasme des cellules ne montre aucun signe évident de dégénérescence (G × 10000).

Fig. 16. — Paroi externe d'une cellule épidermique de la face adaxiale dans la région médiane totalement encroûtée par le silicium. On y relève un dépôt d'épaisseur sensiblement constante sauf dans la zone d'affrontement de deux cellules (flèche simple). L'identité d'aspect des mamelons (flèche double) et de la cuticule (Cu) est ici particulièrement nette (G × 16000).

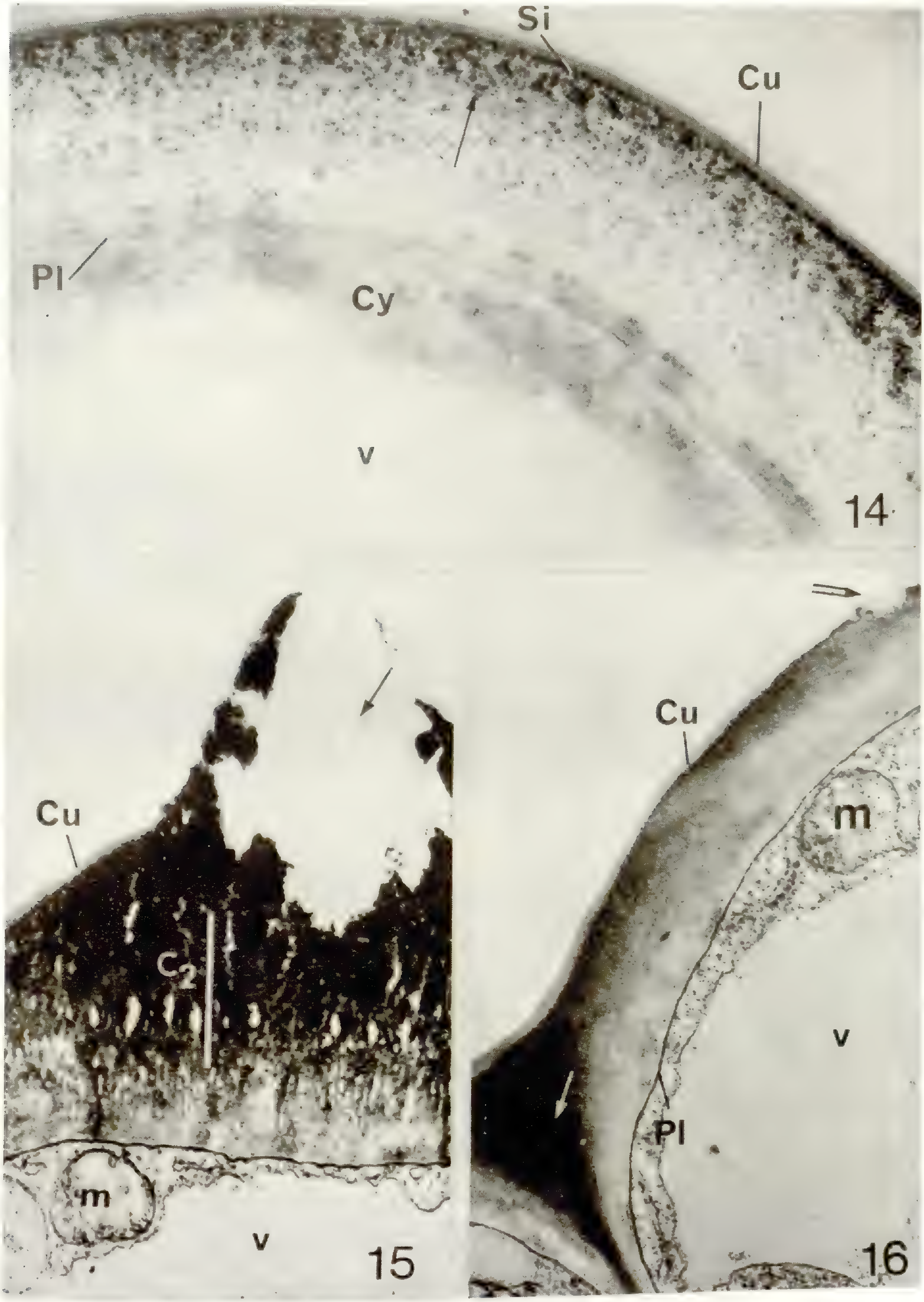


PLANCHE VI

PLANCHE VII

Fig. 17 et 19. — Coupes longitudinales (fig. 17) et tranversale (fig. 19) effectuées vers le sommet de cellules porteuses d'un mucron siliceux. Dans les deux cas, l'inégalité de distribution de la silice (Si) est remarquable. Au sein du cytoplasme devenu vésiculeux (Ve) certaines mitochondries (m') présentent des signes de dégénérescence alors que d'autres (m) semblent tout à fait normales. La cuticule (Cu), en dépit de l'importance de la minéralisation, conserve son intégrité. Les flèches indiquent la position du limbe foliaire par rapport à la dent (fig. 17, G × 17500 ; fig. 19, G × 8500).

Fig. 18 et 20. — Coupe transversale d'une feuille dans la région médiane du limbe (fig. 20). La face interne (In) se distingue de l'autre (Ex) par la présence en surface de petits mamelons (flèches). A plus fort grossissement (fig. 18), on se rend compte que c'est à un dépôt de substance d'opacité très comparable à celle de la cuticule qu'est dû l'aspect mamelonné ; à son niveau la couche dense (flèche) qui limite la cuticule vers la base dessine un réseau complexe (flèche double) (fig. 18, G × 56000 ; fig. 20, G × 4000).

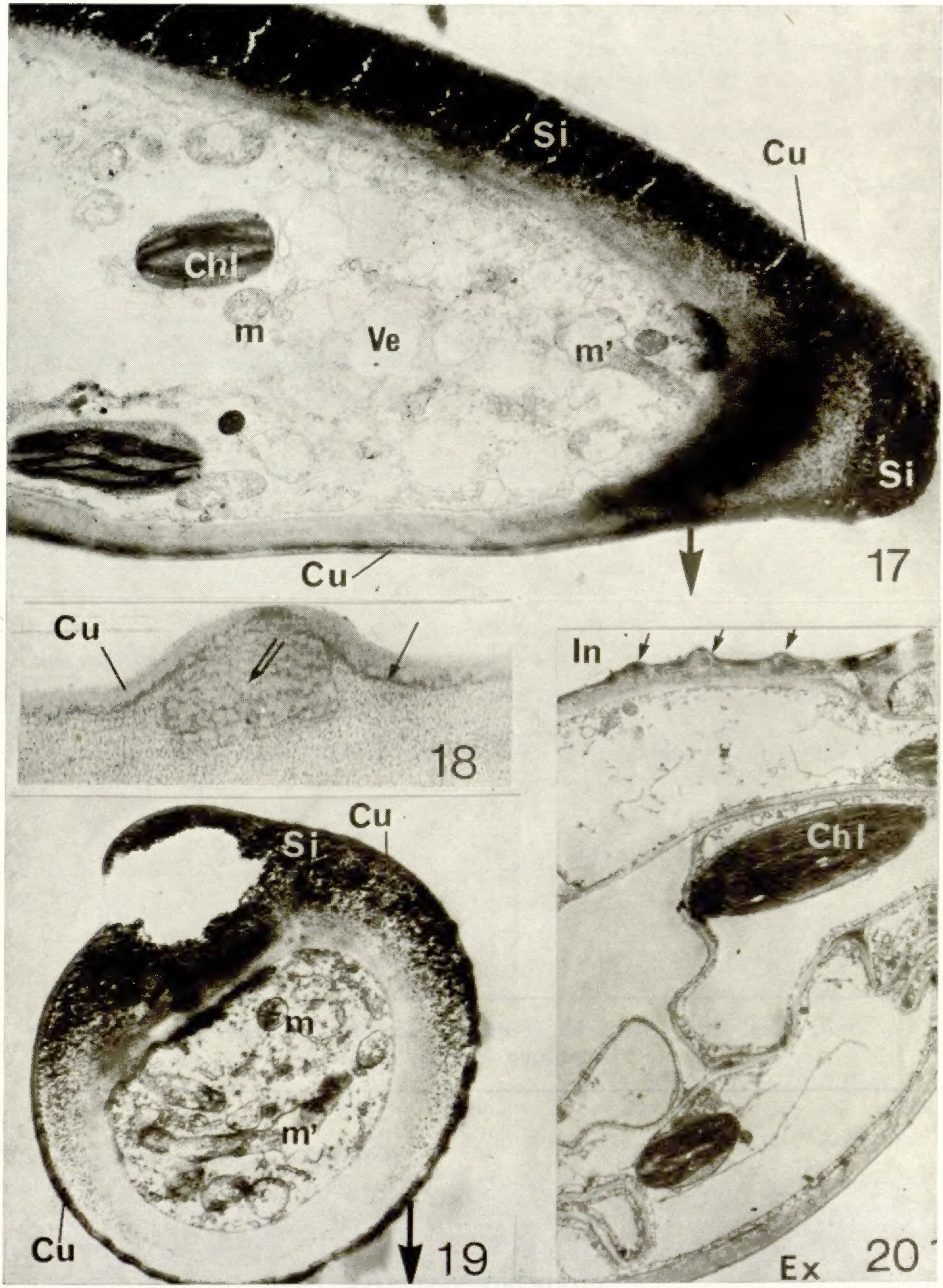


PLANCHE VII

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3^{e} sér., n^{o} 201, nov.-déc. 1973,
Botanique 14 : 209-234.

Achevé d'imprimer le 15 juin 1974.

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 006 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.